(Aus dem königl. Institut für Infektionskrankheiten.)

Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der hohen philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelm-Universität zu Berlin.

Von

Kurt Nägler
aus Wiendorf in Anhalt.

Tag der Promotion: 12. Oktober 1908.

Berlin.
1908.

(Aus dem königl. Institut für Infektionskrankheiten.)

Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der hohen philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelm-Universität zu Berlin.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Von

Kurt Nägler
aus Wiendorf in Anhalt.

Tag der Promotion: 12. Oktober 1908.

Berlin.
1908.

Referenten: Professor Dr. **F. E. Schulze.**
Professor Dr. **Schwendener.**

Abdruck
aus
Archiv für Protistenkunde. Bd. XV. Heft 1. 1908.
Herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. v. Prowazek.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Meinen lieben Eltern.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.
II. Material und Untersuchungstechnik.
III. Biologisches.
IV. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Arten:
a) *Amoeba froschi* Hartmann.
b) „ *spinifera* n. sp.
c) „ *lacertae* Hartmann.
d) „ *lacustris* n. sp.
e) „ *horticola* n. sp.
f) „ *albida* n. sp.
g) „ *diploidea* Hartmann u. Nägler.
h) Kurze Charakterisierung der einzelnen Arten.
V. Theoretisches:
a) Centrosomenfrage und Kerndualismus.
b) Amitose und Mitose.
VI. Literaturverzeichnis.
VII. Tafelerklärung.

I. Einleitung.

Unsere Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte der Amöben sind noch recht mangelhaft. Abgesehen von den Thecamöben, bei denen Schaudinn (1903) bei *Chlamydophrys* und *Centropyxis* den ganzen Lebenscyclus aufgedeckt hat und ferner Awerinzew (1906) und Elpatiewsky (1907) die Entwicklung von *Arcella vulgaris* klargestellt haben, kennen wir nur von parasitischen Formen der Gattung *Entamoeba* die ganze Entwicklung (Schaudinn 1903, Wenyon 1907, Hartmann 1908).

Gerade das Studium der Amöbencytologie und Entwicklung erscheint aber in mehrfacher Hinsicht von großem Interesse zu sein. Einmal zeigen die bisherigen Befunde über die Kernteilung und Befruchtung eine große Variabilität, und das gibt der Hoffnung Raum, daß eingehendere Untersuchungen zur Erweiterung und Vertiefung dieser Zellprobleme führen werden. Denn gerade die Mannigfaltigkeit und Variabilität der Erscheinungen gestattet in das Wesen dieser Vorgänge einen Einblick zu tun.

Andererseits ist die Bedeutung derartiger Untersuchungen auch für die Systematik unverkennbar. Denn der augenblickliche Stand der ganzen Amöbenforschung und Klassifizierung mit seiner mehr äußerlichen Artcharakterisierung durch Form, Pseudopodienbildung, Bewegung, Plasmaeinschlüsse usw. und die dadurch entstandene Fülle von neuen Arten liegt sehr im argen. Sind doch von Penard Arten beschrieben worden nur nach einem einzigen oder wenigen Exemplaren, so daß von einer Berücksichtigung irgendwelcher Entwicklungsmodi leider gar keine Rede sein kann!

Auch für die Medizin hat die genaue Kenntnis der Amöbenentwicklung große Bedeutung, da hierdurch einer Verwechslung vorgebeugt wird, wie dies z. B. in der Arbeit von Musgrave u. Clegg (1904) geschehen ist, die limaxähnliche Formen gezüchtet und als Dysenterieamöben ausgegeben haben, während die gezüchteten Formen mit echten parasitären Amöben absolut nichts zu tun haben, sondern zur *Limax*-Gruppe gehören.

Die Wichtigkeit all dieser Fragen war auch für mich die Veranlassung zu den nachfolgenden Untersuchungen.

Die Hauptschwierigkeit für die genauere Untersuchung der Amöben bildete immer der Mangel an Material und die Möglichkeit der Verwechslung der einzelnen Amöbenarten unter sich oder mit anderen niederen Protozoen. Doch mit Hilfe der von Frosch (1897)

eingeführten rationellen Methode der Züchtung auf festen Nährböden, die ich für alle zu beschreibenden Arten verwendete und die mir in ausgiebigster Weise Material bot, sind wir imstande, wenn auch nicht alle Arten, so doch viele auf das Genaueste in Reinkulturen der einzelnen Arten zu untersuchen.

Historisches. Die erste genaue und gute Beschreibung einer Kernteilung bei Amöben stammt von F. E. Schulze (1875) an *A. polypodia*. Dann wurden weiterhin erst durch Schaudinn ausführliche Beschreibungen gegeben an *A. binucleata* (1895), *Paramoeba eilhardi* (1896) und *A. crystalligera* (1899), ferner von Awerinzew (1904) bei *A. proteus*, von Vahlkampf (1904) bei *A. limax*, von Prowazek (1905) sowie von Leyden und Loewenthal (1905) bei *Entamoeba buccalis*, von Goldschmidt (1907) bei Mastigamöben und von Doflein (1907) bei *A. vespertilio*. Auch über einige in dieser Arbeit zu beschreibenden neuen Amöbenarten sind schon vorläufige Mitteilungen veröffentlicht worden von M. Hartmann u. Prowazek (1907) und M. Hartmann und mir (1908).

Es liegt mir nun die angenehme Pflicht ob, an dieser Stelle vor allem Herrn Dr. M. Hartmann meinen Dank abzustatten für sein stetes und überaus freundliches Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, die ich auf seine Anregung und unter seiner Leitung begann. Zu danken habe ich auch der Institutsleitung des hiesigen Königl. Instituts für Infektionskrankheiten für die mir gewährte Unterstützung an Material, besonders auch Herrn Geheimrat Frosch und Professor Zettnow für die Überlassung von Kulturen. Zu großem Dank verpflichtet bin ich ferner Herrn Professor Woltereck und Dr. Ruttner, die es mir möglich gemacht haben, während meines Aufenthaltes in der biologischen Station zu Lunz (Niederösterreich) mich mit Rhizopodenstudien zu befassen und gleichfalls Material zu erhalten. Auch Herrn Professor Penard spreche ich hier nochmals meinen Dank aus für die liebenswürdige Übersendung einer großen Anzahl Separata über seine Rhizopodenstudien.

II. Material und Untersuchungstechnik.

Reiches Untersuchungsmaterial ist eine unerläßliche Bedingung bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über Amöben. Dieses stand mir stets zu Gebote durch Züchtung auf dem von Frosch (1897) angegebenen künstlichen Nährboden, der folgende Zusammensetzung hat: 90 Proz. Leitungswasser, 10 Proz. Nährbouillon, 0,5 Proz. Agar-Agar.[1]) Da für meine Untersuchungen zunächst die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Amöbenarten in Betracht kamen, so habe ich auf Züchtungsversuche in flüssigen und auf anderen festen Nährböden kein allzu großes Gewicht gelegt und verweise deshalb auf Vahlkampf's Arbeit (1904), in der sich eine Übersicht und Zusammenstellung all dieser Methoden findet. Auch er ist zu dem Resultat gekommen, daß die Zusammensetzung der Nährböden, wie auch die verschiedensten Bakterienarten, von ziemlicher Belanglosigkeit sind, so daß ich mich eben mit einem möglichst günstigen Nährboden begnügen konnte, wie sich der von mir verwendete nach einigen Abänderungsversuchen herausstellte. Hervorheben möchte ich noch, daß sich die in der Bakteriologie gewöhnlich verwendeten Nährböden meist nicht für eine gute Kultur eignen, da sie zu viel Nährstoffe enthalten, so daß die Bakterienentwicklung überhand nimmt und die Amöben zugrunde gehen.

Das Verdienst von Frosch ist es, mit Hilfe des oben angegebenen Nährbodens ein Züchtungsverfahren gefunden zu haben mit geringerer Bakterienentwicklung und doch noch reichlicher Nahrung für die Amöben. Oft ist noch eine größere Verdünnung mit Leitungswasser anzuraten, wenn es sich um Formen handelt, die ursprünglich in feuchteren Medien leben, z. B. im Schlamm von Tümpeln, Teichen und Seen. Damit diese Formen überhaupt angehen, empfiehlt es sich, zu Anfang eine dünne Schicht Wasser auf die Agarplatten zu gießen, damit sich die Amöben allmählich ihrer neuen Umgebung

[1]) Dieser Nährboden erwies sich als überaus günstig nicht nur für Amöben, sondern auch für Infusorien, z. B. *Colpoda cucullus*, *Stylonichia mytilus* u. a. m., und für Flagellaten, von denen ich eine Art, die mit der von Dobell (1908) als *Copromonas subtilis* beschriebenen verwandt ist, aus dem Enddarm der *Lacerta agilis* in großen Mengen züchtete, und deren Bearbeitung Herr Berliner übernommen hat. Diese Art trat zusammen mit der *Amoeba diploidea* in den Kulturen auf, so daß wir des öfteren unsere Präparate tauschen konnten und ich mich veranlaßt sehe, Herrn Berliner für sein freundliches Mitarbeiten meinen Dank abzustatten. Auch Rotatorien und Nematoden ließen sich oft kurze Zeit so züchten. Selbst eine *Basidiobolus*-Art aus dem Darminhalte eines Schweines ging an.

anpassen können. So gelang es mir denn auch, selbst größere Formen zeitweise zu züchten aus dem Schlamm der drei Seen in Lunz. Allein für eine rationelle Weiterzüchtung größerer Formen scheint doch ein stetes feuchtes Medium unerläßlich zu sein, denn die größeren Formen von über 100 μ starben ab, sobald die Verdunstung des über dem Nährboden stehenden Wassers zu weit vorgeschritten war. Doch ich glaube, daß bei steter Erneuerung des Wassers auch bei diesen Formen eine Züchtung möglich ist. Da es mir jedoch darauf ankam, zunächst einmal das mir schon in großer Fülle zu Gebote stehende Material zu verarbeiten, so muß ich weitere Versuche in dieser Hinsicht einer späteren Zeit überlassen. Betreffs einer Reinzüchtung der Amöben ohne Bacterien muß ich den Angaben von Frosch (1897), Tsujitani, Zaubitzer (1901) und Vahlkampf (1904) beipflichten, wonach sie nicht möglich ist. Alle von mir untersuchten Amöben ernährten sich ebenfalls von Bacterien, nur gelegentlich auch von anderen kleinen Protisten; die Amöben sind daher auf Bacterien direkt angewiesen, weshalb auch alle Reinzüchtungsversuche stets ohne Erfolg verlaufen werden. Ausgeschlossen von dieser Züchtung auf dem verwendeten Nährboden sind alle parasitären Amöben, da sie wahrscheinlich anaerob sind und bei dem oben geschilderten Verfahren stets Sauerstoff zutritt. So gelang es mir trotz aller Bemühungen nicht, z. B. *Entamoeba muris* zu züchten. Was hingegen die Reinzüchtung der einzelnen Amöbenarten unter sich anbelangt, so brauche ich wohl kaum hervorzuheben, daß dabei, besonders bei dem Überimpfen auf neue Kulturplatten, die größte und peinlichste Sorgfalt und Sauberkeit geboten ist. Das Überimpfen geschah so, daß ich mit der ausgeglühten Platinnadel entweder von vegetativen Formen oder vom Cystenmaterial Ausstriche auf neue Kulturplatten machte, damit ich vor allem die einzelnen Arten stets isoliert zur Verfügung hatte ohne Verunreinigung mit anderen, so daß keine Verwechslung eintreten konnte. Die Kulturplatten wurden dann jedesmal mit genauer Angabe des Datums des Überimpfens und der Art versehen. Die beimpften Kulturplatten ließ ich im Thermostaten bei 26° C 2—3 Tage ruhig stehen, und stets trat dann eine reichliche Entwicklung aller untersuchten Amöbenarten ein. Dieses Ansetzen der Kulturen bei erhöhter Temperatur ist zwar nicht unbedingt erforderlich — die Amöben gehen auch bei gewöhnlicher Zimmertemperatur nach einiger Zeit an —, doch fanden die Amöben infolge der durch die erhöhte Temperatur hervorgerufenen reichlichen Bacterienentwicklung stets bessere Nahrung und gingen schneller an. Selbstverständlich be-

schränkte ich mich nicht allein auf das Material, das ich so erhalten hatte, sondern untersuchte auch die Amöben in den natürlichen Medien, in denen sie vorkommen. So konnte ich vor allem auch die Identität der aus dem Darm der Eidechsen gezüchteten Amöbe stets feststellen.

Das Anfertigen der Präparate nahm ich so vor, daß ich auf die Kulturen Deckgläschen legte, sie mit den daran haftenden Amöben nach kurzer Zeit wieder abhob und auf die Konservierungsflüssigkeit warf. Da auf älteren Kulturen die Amöben und vor allem die Cysten nicht so gut haften blieben, so wurden dünne Ausstriche auf Deckgläschen verwendet, und ich hatte so auf einem Präparat oft Hunderte von Individuen.

Zur Konservierung wurden verwendet: Sublimatalkohol, Flemming'sche Flüssigkeit und Hermann'sche Flüssigkeit, die gleich gute Resultate ergaben.

Nachdem die Deckglasausstriche etwa eine halbe Minute in der heißen Konservierungsflüssigkeit gelegen hatten, brachte ich sie in Jodalkohol zum Auswaschen und dann in 70proz. Alkohol. Eine Konservierung über der Flamme ist gänzlich unzulässig. Überhaupt muß ein Trockenwerden der Präparate stets vermieden werden, da sonst Schrumpfungen eintreten. Zur besseren Konservierung des vacuolisierten Plasmas ist eine etwa 50° C heiße Flüssigkeit anzuraten.

Die besten Färbungen, die erzielt wurden, gab Heidenhain's Eisenhämatoxylin. Nach ein- bis mehrstündigem Einwirken der Beize wurden die Präparate in die Farblösung getan, wo sie am besten 48 Stunden liegen blieben, da dann nach stattgefundener Differenzierung, die vielleicht 10 Minuten dauerte, der Kern und die Kernteilungsbilder am deutlichsten sich von dem abgeblaßten Protoplasma als scharf umrandete Gebilde abhoben.

Auch die Modifikation der Eisenhämatoxylinfärbung nach Moore und Breinl (1907) gelangte mit Erfolg zur Verwendung. Einwirken der Beize etwa 10 Minuten, Färbung etwa 20 Minuten, so daß man schon nach einer halben Stunde gute Präparate erhielt. Doch ist die alte Methode wegen größerer Schärfe der Bilder vorzuziehen. Zur besseren Unterscheidung des Kernmaterials von den im Plasma liegenden Bacterien und Bacterienresten gab eine Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin und Carbolfuxin oder Pyronin gute Resultate.

Zur Kontrolle der viel angefochtenen Eisenhämatoxylinmethode dienten folgende Farblösungen: Grenacher's und Delafield's Hämatoxylin, Lithiumkarmin, Boraxkarmin, Parakarmin, Hämalaun,

Saffranin, die alle gute Bilder lieferten, wenn sie auch an Deutlichkeit weit hinter der Heidenhain'schen Färbung zurückbleiben. Die Anilinfarben, wie Methylenblau und Methylgrün, ließen an Klarheit viel zu wünschen übrig. Die Giemsa-Färbung versagte vollständig. Als Plasmafarben kamen Lichtgrün und Bordeauxrot in Betracht, die des öfteren einen guten Kontrast zur Kernfärbung gaben.

Nach Überführung durch die Alkoholstufen und Xylol wurden die Präparate in Cedernöl oder Kanadabalsam gebracht.

Intravitalfärbungen wurden mit verdünnten Lösungen von Bismarckbraun und Neutralrot angestellt, doch ohne nennenswerten Erfolg.

III. Biologisches.

Einen Unterschied in den Kernteilungs- und Entwicklungsvorgängen, deren Bearbeitung ich mir zunächst vorgenommen hatte, wie er eventuell infolge veränderter Lebensbedingungen hätte eintreten können, konnte ich nicht konstatieren, was wohl daraus zu verstehen ist, daß die generativen Funktionen sich gleich blieben. Was die vegetativen Funktionen anbelangt, so haben zunächst die Amöben, abgesehen von den verschiedenen osmotischen Verhältnissen des Vorkommens, überall die gleiche Nahrung vor sich, nämlich die Bacterien, die in den Medien vorhanden waren und die gleichfalls auf den Kulturen mit angingen. Dieser wichtige Faktor im vegetativen Leben blieb sich also gleich.

Als Anpassungserscheinung an die neuen Verhältnisse trat dagegen eine stärkere Vacuolisierung des Protoplasmas ein, wie es schon Vahlkampf bemerkt hat. Doch daß dieses Ausdehnen des Plasmas einen Einfluß auf den Ablauf der Kernteilung gehabt hätte, habe ich nicht konstatieren können, wenngleich auch der Kern natürlich durch die erhöhte Spannung der Wabenwände des Plasmas in Mitleidenschaft gezogen werden mußte. Meiner Erfahrung nach erstrecken sich die Spannungserscheinungen am Kern mehr auf die Kernsaftzone, werden hier gleichmäßig ausgelöst und haben auf das Caryosom wohl kaum mehr Einfluß.

Die stärkere Vacuolisierung des Plasmas erkläre auch ich mir wie Vahlkampf als „Ausdruck einer gesteigerten Körpertätigkeit", da die Amöben mehr Wasser aufnehmen müssen in die Waben des

Plasmas auf dem festen Nährboden, um nicht auszutrocknen. Auf die Encystierung als weiteres Schutzmittel gegen Austrocknung komme ich noch zurück.

Die Bewegung der Amöben verlangsamt sich natürlich auf festen Nährböden. Die Amöben liegen oft dicht gedrängt, ohne daß jedoch ein Verschmelzen der Plasmaleiber eintritt, auch ein Grund, weshalb sie nicht, wie Doflein (1901) bei den „Strohamöben“ vermutet hatte, als Myxomyceten anzusehen sind. Wir haben es zweifellos bei den meisten Limaxamöben, unter welchem Sammelnamen ich diese kleinen Formen bezeichne, mit zwar sehr primitiven, aber echten Amöben zu tun.

Was etwaige Unterschiede in der Exkretion anbelangt, die stets so erfolgt, daß vom Plasma meist am hinteren Teile des Individuums Nahrungsreste als kleine Ballen ausgestoßen werden, so wird sich diese Frage wohl kaum sicher entscheiden lassen, da man nur mit dem Objektiv 7 (Leitz) an die Amöben heran kann und feinere Details auf den Agarplatten nicht zu sehen sind. Hebt man die Amöben mit einem Deckglas von Agar ab und bringt sie trocken auf den Objektträger, so sterben sie alsbald ab.

Mögen daher die vegetativen Funktionen, wenn auch nur teilweise, einer Abänderung unterliegen, so ist das für die generativen Funktionen nicht anzunehmen, da ja einmal ihr strenger und regelmäßiger Verlauf sich mit großer Genauigkeit von Generation zu Generation vererbt — gewiß kommen auch anormale Zustände vor, die aber als pathologisch anzusehen sind — und meine Beobachtungen in dieser Hinsicht keinen Unterschied zwischen dem Ablauf der Kernteilungen in den natürlichen Medien und den Kulturen ergeben haben. Doch möchte ich immerhin dies mit Vorbehalt aussprechen, da für genauere Einzelheiten die Objekte zu klein sind.

Im Anschluß hieran möchte ich noch ganz kurz auf die äußeren Einflüsse eingehen, die sich bei der Technik ergaben oder deren Einwirkung experimentell untersucht wurde. Eingehende Untersuchungen über diese Fragen liegen uns vor von Verworn (1889 u. 1897) und auch Doflein (1907) behandelt kurz die Reizbarkeit der *Amoeba vespertilio*.

Bei niederen Temperaturen von 5° C an abwärts tritt Verlangsamung der Bewegungen ein und allmähliches Absterben, gleichfalls bei hohen Temperaturen von über 37° C. Das Absterben der Amöben z. B. durch Austrocknung habe ich anders als Vahlkampf es schildert, beobachten können, weshalb ich es hier erwähnen will. Das Plasma wird nicht fein granuliert, sondern vielmehr durch-

sichtig und äußerst vacuolig. Der Unterschied zwischen Ecto- und Entoplasma verschwindet vollkommen, indem das ganze Plasma eine feinpunktierte, aber von großen und zahlreichen Vacuolen unterbrochene Masse darstellt und sich abplattet, wobei es größere Dimensionen annimmt als gewöhnlich. Aus dem Plasma treten an mehreren seitlichen Stellen kleine Excretballen aus, bis auf einmal mit einem plötzlichen Ruck das ganze Tier auseinanderfließt und nur noch kleine lichtbrechende Körnchen zu erkennen sind. Der Kern oder die Kerne (z. B. bei *Amoeba diploidea*) treten klar hervor und verschwinden nicht gleich, sondern bleiben oft noch längere Zeit nach dem Platzen des Individuums bestehen.

Das künstliche Licht durch Gasbeleuchtung scheint auf den Ablauf der Kernteilung sehr verlangsamend zu wirken, denn ich habe oft Stadien mit dem Beginn der Kernteilung beobachtet, deren weitere Teilung aber nur bei starker Abblendung oder beim Beobachten mit Tageslicht zu verfolgen war. Eine plötzliche Einstellung des künstlichen Lichtes wirkte dermaßen hemmend ein, daß oft die Kernteilung unterbrochen wurde und, falls sie noch nicht zu weit vorgeschritten war, der Kern wieder seine ursprüngliche Gestalt annahm.

Als Auslösungs- und Anpassungserscheinung an äußere Faktoren ist auch die Encystierung aufzufassen, mit der Hand in Hand oft geschlechtliche Vorgänge sich abspielen, die aber sicherlich ursprünglich mit der Encystierung in keinem kausalen Zusammenhange stehen. Vielmehr sind sie erst nachträglich in die Cyste verlegt worden, weil wir ja hier ein Stadium der Ruhe vor uns haben, so daß sie sich hier ungestörter vollziehen können. Daß die Encystierung mit geschlechtlichen Vorgängen nichts zu tun hat, sehen wir am besten daraus, daß bei sämtlichen Meeresprotozoen bisher keine Cysten bekannt sind, weil sie eben nicht gebraucht werden, sei es als Schutz gegen Austrocknung, sei es als Anpassung an irgendwelche anderen Verhältnisse, wie sie für die Übertragung von parasitären Protozoen nötig erscheint. Auch können agame Fortpflanzungserscheinungen im Zusammenhang stehen mit einer Cystenbildung, doch auch hier handelt es sich wohl um eine sekundäre Vereinigung beider Prozesse.

Die Cystenbildung geht bei den von mir untersuchten Formen genau so vor sich wie bei *Amoeba proteus* nach Scheel (1899) und *Amoeba limax* nach Vahlkampf (1904). Auf die Einzelheiten gehe ich bei der Besprechung der einzelnen Arten ein.

Bei den limaxähnlichen Formen trat schon nach 2—3 Tagen

nach dem Überimpfen auf eine neue Kulturplatte, die bei 26° C gehalten wurde, die Encystierung ein und zwar so, daß am Rande und an den freien Stellen auf den Kulturplatten immer noch vegetative Formen überwogen. Bei Zimmertemperatur von durchschnittlich 16—18° C verzögerte sich die Encystierung kurze Zeit.

Als Grund der Encystierung nimmt Vahlkampf für *Amoeba limax* zunächst die drohende Austrocknung an, der die Amöben anheim fallen würden, falls sie sich nicht encystierten. Gewiß ist dies ein Faktor, der dabei mitspricht, doch er ist nicht der einzige. Und nicht immer hat er Geltung. So lebten beispielsweise noch vegetative Individuen von der *Amoeba diploidea* auf einer Kulturschale, auf die schon wochenlang vorher übergeimpft war. Der Nährboden war so trocken, daß bei einem Abklatschpräparat, auf dem sonst sehr viel Individuen haften blieben, nur wenige am Deckglas hängen blieben. Die Amöben können sich also auch ohne Encystierung an ein trockneres Medium gewöhnen, falls die Verdunstung des Wassers langsam fortschreitet. Trockenheit allein kann nicht maßgebend sein für die Encystierung, wenn sie auch oft den Hauptfaktor abgeben mag. Auch andere Gründe, die auch als Schutzmittel aufzufassen sind, üben ihren Einfluß aus auf die Encystierung. So wird eine allzureichliche Bakterienentwicklung, wie sie bei dem Temperaturoptimum eintritt, eine beschleunigte Encystierung hervorrufen müssen, falls die Amöben von den Bakterien nicht vernichtet werden wollen, wie man es tatsächlich oft beobachten kann. Selbst Cysten, die noch keine Gallerthülle um sich abgeschieden haben, werden nicht verschont.

Nahrungsmangel kann auch zur Encystierung führen. Ferner tritt bei zu großer Kälte und Hitze, wenn sie nicht zu schnell einwirken, eine Hemmung der vegetativen Funktionen ein, die schließlich zur Encystierung führt. So spielen also mancherlei Faktoren bei der Encystierung mit, die der Hauptsache nach Stoffwechselvorgänge darstellen.

Man kann die Encystierung und die Befruchtung, meist eine Autogamie, die sich bei beginnender Cystenbildung oder in der Cyste bei einer Reihe der von mir untersuchten Arten abspielt, verhindern, wenn man die Amöben jeden Tag überimpft. Hierdurch steht eine Methode zur Verfügung, um zu prüfen, ob die von R. Hertwig (1889, 1902), Maupas (1889) und Calkins (1904) ausgesprochene, neuerdings von Enriques (1907) wieder angezweifelte Depression und der physiologische Tod eintritt.

Ich habe dieses ständige Ueberimpfen bei der *Amoeba froschi*

etwa $2^1/_2$ Monate durchgeführt, doch waren keinerlei Degenerationserscheinungen an den Individuen wahrzunehmen. Dies mag nun seinen Grund haben einmal in der zu kurzen Dauer des Versuches und dann in der Kleinheit des Objekts. Doch so viel steht mit Sicherheit fest, daß während dieser Zeit die Amöben keinen Ruhezustand in der Cyste mit irgendwelchen geschlechtlichen Vorgängen durchgemacht haben. Auf Kontrollplatten dagegen, die ich nebenbei führte, zeigte sich, daß die Neigung der Amöben, sich zu encystieren, mit der Dauer des Versuches zunahm, so daß ich gegen Ende des Versuches schon mindestens alle 24 Stunden auf neue Platten überimpfen mußte, damit sich die Amöben nicht encystierten, was auf den Kontrollplatten regelmäßig geschah. Diese Tatsache scheint darauf hinzudeuten, daß gewisse geschlechtliche Vorgänge, wie sie sich in der Cyste abspielen, schließlich nicht umgangen werden können, damit keine Degeneration eintritt. Mit Rücksicht auf das eigentliche Thema meiner Arbeit habe ich vorläufig die Untersuchungen abgebrochen, denke sie jedoch an der etwas größeren *Amoeba diploidea* und *A. albida* fortzusetzen, da es nicht unwichtig sein dürfte, die Erscheinungen am Organismus genauer zu studieren, die sich ergeben, wenn man die geschlechtlichen Vorgänge verhindert. Ein weiteres Eingehen auf diese Fragen muß ich mir deshalb für eine spätere Zeit vorbehalten.

Eine interessante Rolle spielen die Parasiten der Amöben, da sie oft Veranlassung dazu gegeben haben, eine scheinbare Sporenbildung bei den Amöben zu konstatieren, die in Wirklichkeit in den Entwicklungskreis der betreffenden Parasiten gehört.

So liegen uns z. B. Beobachtungen vor von Carter (1863) und Wallich (1863), die nach der genauen Untersuchung von Prandtl (1907) an *Allogromia sp.*, einem Parasiten der *A. proteus*, wohl als parasitische Infektion mit nachfolgender Gametenbildung der Parasiten gedeutet werden müssen. *Allogromia* gehört zu den Testaceen und ihr Zeugungskreis ist verwandt mit dem von *Phonergates vorax* nach Buck (1873), von *Pseudospora volvocis* nach Robertson (1905) und vor allem von *Chlamydophrys stercorea* nach Schaudinn (1903). Auch Kernparasiten kommen bei Amöben vor, so z. B. *Nucleophaga* nach Dangeard (1895) und nach Doflein (1907). Gerade diese Erscheinungen lehren uns, daß überall bei Erforschung der Fortpflanzungsverhältnisse und der Vorgänge am Kern die größte Vorsicht geboten ist, und ich kann nicht unterlassen an dieser Stelle meinen Zweifel auch bezüglich der Untersuchungen von Bott (1907) an *Pelomyxa* auszusprechen. Ein einwandfreier Beweis, der wirklich

dafür spricht, daß wir es mit Entwicklungsstadien der betreffenden Amöben und nicht um Parasiten oder um Verunreinigung der Kulturen mit anderen Formen zu tun haben, scheint mir nicht geliefert zu sein. Auch in meine Untersuchungen griff zeitweise eine Infektion der Amöben mit Parasiten ein, so besonders bei *A. froschi*, *A. lacertae* und *A. albida*. Von den beiden erst genannten waren oft die Cysten ganz mit Parasiten angefüllt, deren Natur ich leider bei ihrer Kleinheit nicht festzustellen vermochte. Doch erinnern die Bilder (Fig. 39) teilweise sehr an die von Prandtl betreffs der *Allogromia*.

Bei der *A. albida* traten in den vegetativen Formen (Fig. 83—85) oft feine Pünktchen auf, die immer zahlreicher wurden und schließlich zu kleinen, rundlichen Lebewesen mit deutlich erkennbarem Kern heranwuchsen, wie ich lückenlos auf meinen Präparaten verfolgen konnte. Auch außerhalb der Individuen traten diese Mikroorganismen auf und zwar dann häufig als kleine Flagellaten. Das weitere Schicksal dieser Flagellaten und das Ausschlüpfen aus den Amöben habe ich noch nicht verfolgen können. Oft traten auch Planosarcinen auf in den Cysten der *A. albida*, die sie dann zum Absterben bringen.

IV. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der einzelnen Arten.

a) *Amoeba froschi* Hartmann.

Ich begann meine Untersuchungen mit einer Amöbe, die schon Herr Dr. Hartmann teilweise untersucht hatte und die von Herrn Geheimrat Frosch aus Gerberlohe gezüchtet war. In einer theoretischen Arbeit von Hartmann und Prowazek (1907) ist die Kernteilung dieser Form nach Abbildungen von mir schon kurz beschrieben worden, und bei dieser Gelegenheit hat die Amöbe zu Ehren des um die Amöbenzüchtung so verdienten Forschers den Namen *Amoeba froschi* erhalten.

Amoeba froschi gehört zum Typus der von Vahlkampf (1904) unter dem Namen *A. limax* beschriebenen Form, unterscheidet sich jedoch von dieser durch ihre Größe, ihr Vorkommen und ihre Fortpflanzung, indem die Kernteilung etwas anders verläuft, als sie Vahlkampf für seine *Amoeba limax* beschrieben hat.

Bezüglich des Gattungsnamens sehe ich mich veranlaßt, diese kleine Amöbenform zur Gattung *Amoeba* zu stellen, da sie, wenn auch eine geringe, Pseudopodienbildung aufweist und deshalb nicht zu der von Hertwig und Lesser (1874) aufgestellten Gattung *Hyalodiscus* gehört, wie es auch Pénard (1902) und Vahlkampf bezüglich der *A. limax* getan haben, die schon von Dujardin (1841) beschrieben worden ist. Der Gattungsname *Hyalodiscus*, der früher auch für die Arten der *Amoeba limax* und *A. guttula* verwendet wurde, bleibt nur bestehen für die Formen, zwischen deren Pseudopodien sich eine dünne Membran ausspannt, wie dies bei der von F. E. Schulze (1875) unter dem Namen *Placopus ruber* aufgestellten Art der Fall ist. Da diese letztere Art jedoch mit der bereits im Jahre 1874 von Hertwig und Lesser als *Hyalodiscus rubicundus* determinierten nach einer späteren Notiz F. E. Schulze's wahrscheinlich übereinstimmt, so dürfte nun wohl ihre Bezeichnung besser *Hyalodiscus rubicundus* lauten, welchen Namen auch Pénard (1902) für diese Art gebraucht.

Nach Klarstellung obiger Bezeichnungsweise gehe ich nun dazu über, die *A. froschi* zu beschreiben. Im Ruhezustande nimmt sie, wie wohl alle Amöben, eine kugelrunde Form ein, aus der heraus sie wie die *A. limax* lappenförmige, bucklige Pseudopodien ausstreckt. Wenn sie sich auch nicht mit diesen fortbewegt, so kann man ihr doch auf keinen Fall eine Pseudopodienbildung absprechen, auch wenn sie diese nur zur Befestigung auf ihre Unterlage verwendet. Bei ihrer Vorwärtsbewegung, die ähnlich wie bei *Amoeba limax* erfolgt, tritt häufig nur ein mehr oder weniger deutliches großes Pseudopodium auf. Ihre Bewegung ist als schnell zu bezeichnen und rasch wechselt sie ihre Gestalt, indem bald an dieser, bald an jener Stelle sich das hyaline Ectoplasma ausbuchtet und das Entoplasma leichtflüssig folgt, so daß, wie auch Vahlkampf bei der *Amoeba limax* erwähnt, ihre Bewegung niemals in einer geraden Vorwärtsbewegung sich äußert, sondern sie bald hierin, bald dorthin gleichsam fließt. Zur Illustration der Bewegungsform verweise ich auf die Figuren 1 u. 2.

Eine Pellicula ist nicht vorhanden, infolgedessen sie auch so leicht beweglich ist, während alle Formen mit Pellicula eine mehr oder weniger größere Trägheit in der Bewegung aufweisen.

Die Größe dieser Amöbe beträgt durchschnittlich etwa 8—12 μ, doch kommen auch kleinere Exemplare vor; der Durchmesser des Kerns etwa 1—2 μ. Die *Amoeba limax* ist nach Vahlkampf etwa 3 μ im Durchschnitt groß. Diese Angabe ist von Penard (1905)

bezweifelt worden, doch seine Angaben von 60 μ ja sogar 100 μ bei dieser Spezies stehen hierzu in großem Kontrast und es liegt hier wahrscheinlich eine Verwechslung vor, die so erklärt werden kann, daß entweder Vahlkampf's Angaben zu niedrig sind — Zaubitzer (1901) gibt 5—7 μ an — oder, und das ist das wahrscheinlichste, daß Penard eine andere Form vor sich gehabt hat, die in ihrer Form und Bewegung den sehr kleinen *Limax*-Amöben gleicht und die man früher, als man die kleinen Formen noch nicht kannte, als *limax* bezeichnet haben mag. Nachdem jedoch durch Vahlkampf's genaue Beschreibung für eine der kleineren Formen der Name *limax* verwendet ist, empfiehlt es sich, diesen Speciesnamen nur für die Vahlkampf'sche Form zu verwenden. Gerade die geringe Größe ist für alle limaxähnlichen Formen mit charakteristisch und bleibt ziemlich konstant.

Die Körnchenströmung tritt bei *Amoeba froschi* als „vorwärts gerichtete Fontänenströmung" nach Rhumbler's (1898) Bezeichnungsweise auf, wenngleich die rückläufige seitliche Körnchenströmung nicht immer sehr deutlich zu sehen ist, so daß Vahlkampf sie sogar der *Amoeba limax* abspricht. Da die *A. limax* noch kleiner ist als *A. froschi*, so liegt es wahrscheinlich nur hieran, daß sie eben nicht mehr deutlich zu erkennen ist. Doch sie ist vorhanden, wie ich oft beobachtet habe, mag sie auch öfters nur eine langsam nach rückwärts verlaufende Strömung sein, die gelegentlich zum Stillstand kommen kann, so daß es so aussieht, als ob nur eine Vorwärtsströmung in der Mitte besteht.

Das Entoplasma enthält Einschlüsse von Bakterien und Nahrungsresten, sowie kleinen lichtbrechenden Körnchen, die jedoch der *Amoeba froschi* kein charakteristisches Gepräge verleihen, da diese Körncheneinschlüsse wohl bei allen Amöben vorkommen. Es ist andererseits sicher, daß bei manchen Arten die Körnchen sich als ganz charakteristische Kriställchen ausweisen, wie dies z. B. bei der *A. granulosa* Gruber, *A. lucens* Frenzel und *A. citrina* Penard der Fall ist. Auch bei den noch weiterhin zu beschreibenden Arten treten niemals bestimmte Kristalle auf.

Das Entoplasma ist ziemlich vacuolisiert und enthält eine bis mehrere contractile Vacuolen, die meist im hinteren Teile des dahinfließenden Individuums liegen. Auch auf gefärbten Präparaten ist oft eine große Vacuole zu sehen. Die Kontraktion ist unregelmäßig und weist keine bestimmten Zeiträume auf.

Das Ectoplasma zeigt sich als hyaliner Saum und nimmt etwa bei den in Bewegung befindlichen Individuen $^1/_3$ der Körpergröße

ein. In der Mitte des Körpers liegt der Kern ohne feste Kernmembran. Er besteht bei diesen doch ziemlich primitiven Amöbenformen eigentlich nur aus einem Caryosom, in dem alle färbbaren Substanzen enthalten sind und das vom Plasma durch eine helle strukturlose Zone, die Kernsaftzone, abgegrenzt ist. In der Mitte des Caryosoms kann man öfters, am deutlichsten bei Beginn der Kernteilung, ein Centralkorn beobachten (Fig. 25), das als Centriol zu deuten ist, wie aus der weiteren Schilderung hervorgehen wird. Auch im Leben ist dieses Centriol oft deutlich zu erkennen.

Vahlkampf hat bei der *A. limax* kein Centriol beobachtet, doch handelt es sich bei meinen limaxähnlichen Formen um ein tatsächliches Vorkommen, nicht um eine etwaige Täuschung infolge der Färbung, da es ja im Leben deutlich zu sehen und auch sein Teilungsvorgang zu verfolgen ist. Ich kann mir die Abbildungen Vahlkampf's zu Beginn der Kernteilung nur so erklären, daß er dieses Centriol bei der doch so nahe verwandten Form infolge ungenügender Differenzierung nicht gesehen hat. Auch im Leben wird es ihm infolge der Kleinheit des Objekts entgangen sein. Selbstverständlich ist das Centriol nicht bei allen Individuen zu sehen, da es auf Grund im theoretischen Teil zu erörternder Anschauungen mit dem Caryosom ein cyclisches Gebilde darstellt und meist nur zu Beginn einer Kernteilung in der Mitte des Kernes zu einem rundlichen stark färbbaren Korn sich differenziert. Bei der noch zu beschreibenden *A. lacertae* ist es im Leben überaus deutlich sichtbar.

Auf Grund vieler Beobachtungen habe ich mich von der tatsächlichen Existenz des Centriols überzeugt. Das Centriol ist ein aktives Gebilde, das bei seiner hantelförmigen Teilung (Fig. 26) die aufgelockerte Chromatinmasse des Caryosoms vor sich her zu schieben scheint, so lange bis die Tochtercentriolen an den Polen des längsgestreckten Kernes zur Ruhe kommen und der Verbindungsfaden, Centrodesmose (Heidenhain) sich auflöst (Fig. 27). Die geteilten Centriolen bilden bei der Kernteilung der *A. froschi* mit dem nach den Polen zu geschobenen Chromatin, die beiden Polplatten, die Vahlkampf als Polkörper bezeichnet. Auch bei meiner Amöbe kommt es zu Stadien auf den Präparaten, die uns wie die Fig. 28 eine ohne Centriolen vor sich gehende Teilung vorzutäuschen scheinen und die mit den von Vahlkampf in den Figg. 3 und 4 abgebildeten übereinstimmen. Das Centriol ist eben auf diesem vorgerückteren Stadium mit dem Chromatin bereits so verbacken, daß hier eine Sonderung nicht mehr erkennbar ist.

Nun beginnt in der Mitte des breiten Streifens, der zwischen den beiden Polkörpern sich hinzieht und aus nicht färbbarer Kernsubstanz, aus Achromatin, besteht, eine feine Granulierung sichtbar zu werden, die immer mehr zunimmt und sich zur Äquatorialplatte herausbildet (Fig. 29 u. 30). Das achromatische Zwischenband nimmt fädige Struktur an, die späteren Leitungsbahnen, auf denen sich die Chromosomen zu den Polen hin bewegen. Der Ansicht Vahlkampf's bezüglich des Entstehens der Äquatorialplatte kann ich mich anschließen. Auch ich deute dieses Entstehen so, daß von den an Größe immer mehr abnehmenden Polplatten das Chromatin in Form feinster Körnchen nach der Mitte zu wieder abströmt und zwar an der Außenseite, worauf Fig. 30 schließen läßt. Eine Ausbildung zählbarer Chromosomen konnte ich leider nicht konstatieren, vielmehr erscheinen die Äquatorialplatte und auch die Tochterplatten (Fig. 31 u. 32) stets mehr oder weniger homogen und lassen keine gesonderten Chromosomen, die vielleicht miteinander verbacken sind, erkennen. Die genaueren Vorgänge sind wegen der Kleinheit des Objekts kaum zu verfolgen und lassen eine Deutung über das Werden der Chromosomenindividualitäten nicht zu. Nach der Teilung der Äquatorialplatte in die beiden Tochterplatten, wobei auch die Details verloren gehen, rücken letztere nach den Polen zu und verschmelzen dort mit den Polplatten, während öfters noch das Centriol hervortreten kann (Fig. 33). Daraufhin schnürt sich der ganze Kern durch und nun beginnt auch die Zellteilung (Fig. 35), die hier immer erst auf diesem Stadium einzusetzen scheint.

Öfters kann sie auch vorläufig noch unterbleiben, und ich habe häufig Individuen mit zwei, ja sogar vier Kernen (Fig. 38) gesehen, so daß hier eine Anbahnung zur multiplen Fortpflanzungsweise vorzuliegen scheint.

Auf meinen Präparaten erhielt ich des öfteren Teilungsstadien, die von den normalen abwichen, jedoch nicht dermaßen, daß ich an zwei verschieden verlaufende Kernteilungen hätte denken müssen. In Fig. 36 ist der sich teilende Kern verbreitert, in Fig. 37 zusammengeschrumpft, was beides ganz sicher anormal ist und keinen besonderen Modus der Kernteilung darstellt.

Vahlkampf nimmt zwei Kernteilungen bei der *Amoeba limax* an, die eine mit deutlicher Chromosomenbildung, die andere mit „massiver" Äquatorialplatte. Doch scheinen mir seine Figg. 17—21 einfach so zu erklären zu sein, daß die Chromosomen noch verbacken sind zu einer Äquatorialplatte und sich erst später daraus die Chromosomen seiner Fig. 8 ff. individualisieren. Ein prinzipieller Unterschied

liegt wahrscheinlich nicht vor, sondern die Teilungsbilder, die eine andere Kernteilung darstellen sollen, sind als spätere Stadien anzusehen. Bei meiner Form traten leider keine deutlichen Chromosomen auf, um diese Frage direkt zu entscheiden. Auch bei *Basidiobolus* sind uns nach Fairschild (1897) und nach Löwenthal (1903) Kernteilungen beschrieben worden, die Vahlkampf zum Vergleich seiner beiden Teilungsmodi heranzieht. Bei dem Beispiel von *Basidiobolus* scheint ein doppelter Verlauf der Kernteilung auch sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht absolut sicher. Ein doppelter Verlauf der Kernteilung ist auch theoretisch sehr gut möglich, und ist uns tatsächlich von Prowazek (1905 B) bei *Plasmodiophora brassicae* beschrieben worden. Eine Kernteilung ohne Chromosomenausbildung dürfte als primitiverer Zustand anzusehen sein.

Wie erwähnt encystieren sich die Amöben nach einiger Zeit auf dem Nährboden. Die Cysten der *Amoeba froschi* (Fig. 3) sind meist rundlich und etwas kleiner als die vegetativen Formen. Ihre Größe beträgt 7—10 μ. Das Plasma ist granuliert (resp. feinwabig) und läßt keine Vacuolen erkennen. Der Kern liegt meist in der Mitte. Die Cystenmembran besteht aus zwei Lamellen, wie bei *A. limax*, deren äußere von gallertiger Beschaffenheit und verschiedener Dichte ist, was oft wellige Konturen hervorruft, während die innere gleichmäßig und stark lichtbrechend das Plasma umgibt. Auf den Präparaten ist meist nur die innere Cystenhülle erhalten, während die äußere geschrumpft und abgehoben oder gänzlich verschwunden ist. Cystenbildung und Verlassen der Cyste verläuft genau so wie bei *A. limax*, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauche

Wohl aber muß ich noch erwähnen, daß ich Cysten mit zwei Kernen angetroffen habe, wie auch Vahlkampf bei *A. limax*, was mich veranlaßt hat, Untersuchungen anzustellen, ob eventuell hier eine Autogamie vorliegt. Herr Dr. Hartmann hat früher schon im Leben eine Verschmelzung der zwei Kerne bei dieser Form beobachtet, doch konnte ich bei dieser kleinen Form kein abschließendes Urteil gewinnen über den genauen Verlauf mit der Reduktion, den ich dagegen bei der *A. albida* n. sp. mit aller Sicherheit feststellen konnte. Doch das Auftreten zweier Kerne sowie deren Verschmelzen scheint dafür zu sprechen, daß wir es auch bei diesen primitiven Formen mit einer Autogamie zu tun haben. (Vgl. hierzu auch S. 23.)

b) *Amoeba spinifera n. sp.*

Unter den Amöben, deren Kulturen mir Herr Geheimrat Frosch freundlichst überließ, befand sich auch eine aus dem Ausstrich von

Spinnengewebe gezüchtete Amöbe, die in vielen Charakteren mit der *A. froschi* übereinstimmt, sich aber schon im Leben auf das Bestimmteste von ihr unterscheidet durch das ständige Vorkommen von gröberen und feineren Spitzen an den Pseudopodien, wie dies aus den Fig. 4—6 ersichtlich ist. Auch die Cysten sind anders, worauf ich noch eingehe. Die Kernteilungsbilder sind denen der *A. froschi* sehr ähnlich, wenn auch hier geringe Unterschiede vorliegen. Feine Spitzen und Ausläufer sind wohl des öfteren schon beschrieben worden auch bei *A. limax*, doch stets kommen sie dann nur am hinteren Ende der dahinfließenden Amöbe vor und sind keineswegs immer vorhanden. Bei meiner Form dagegen treten sie konstant an den Pseudopodien auf und zwar auch am Vorderende, so daß das hyaline Ectoplasma in überaus feinen Spitzchen ausgezogen zu sein scheint. Aus diesen Gründen halte ich mich für berechtigt, sie als neue Art zu bezeichnen und nenne sie *A. spinifera*.

Ihre Züchtung gelang ebensogut wie die der *A. froschi*, mit der sie in der Form und Größe im allgemeinen übereinstimmt. Die Bewegung geschieht gleichfalls wie bei der *A. froschi* und die kurzen lappigen Pseudopodien brechen bald seitlich hervor, bald stülpen sie sich nach vorn aus und bilden dann die oben erwähnten feinen Spitzen. Die Schnelligkeit der Bewegung ist geringer wie bei der *A. froschi* und gleicht mehr einem ruhigen Dahinfließen. Auch bezüglich des Ecto- und Entoplasmas ergeben sich Unterschiede zu der *A. froschi*, da jenes nicht sehr ausgedehnt und so scharf abgesetzt ist, dieses hingegen eine gröbere Struktur aufweist mit undeutlicherem Wabenwerk. Die contractile Vacuole tritt meist in Einzahl auf und kann beträchtliche Größe erreichen. In der Größe, die etwa 10—15 μ beträgt, zeigt die *A. spinifera* eine ziemlich konstante Eigenschaft wie alle *Limax*-Amöben. Der Kern ist verhältnismäßig groß und im Leben deutlich sichtbar; seine Struktur gleicht der von *A. froschi*.

Die Fig. 40—43 zeigen uns den Verlauf der Kernteilung, wobei zunächst sehr deutlich eine Centriolenteilung zu verfolgen ist. Dann tritt in Fig. 42 eine Aequatorialplatte auf, die auch hier keine Chromosomen erkennen läßt. Die Polplatten erscheinen ziemlich klein.

In Fig. 43 sind die Tochterplatten schon mit den Polplatten verschmolzen und dabei tritt noch einmal deutlich das Centriol auf. Daß wir es hier schon mit einem Endstadium der Kernteilung zu tun haben, erkennt man aus der leichten Einschnürung der Kernsaftzone. Die Kernteilung stimmt also im Prinzip mit der der *A. froschi* überein, wenn sie auch in kleinen Einzelheiten abweichen mag, wie

in einem später noch einmal eintretenden Sichtbarwerden des Centriols.

Die Cysten unterscheiden sich von denen der *Amoeba froschi* dadurch, daß ihre Außenmembran vielfach kleine Erhebungen aufweist, die sehr charakteristisch sind (Fig. 7). Ziemlich in der Mitte liegt der Kern mit kleinerem Caryosom, als es im vegetativen Leben gewöhnlich auftritt.

c) *Amoeba lacertae* Hartmann.

Eine weitere neue Art, auf die sich meine Untersuchungen erstreckten, ist eine Amöbe, die ziemlich regelmäßig im Enddarm von Eidechsen (*Lacerta agilis*) auftritt und die Herr Dr. Hartmann aus deren Kloakeninhalt gezüchtet hat. In der oben zitierten Arbeit von Hartmann und Prowazek (1907) ist ein Kernteilungsstadium dieser Form schon abgebildet und daselbst ist ihr auch der Name *Amoeba lacertae* gegeben worden.

Wenngleich diese Amöbe typischerweise im Darme lebt, so gelingt es doch leicht, sie zu züchten aus den Ausstrichen des Darminhaltes der Eidechsen. Sie scheint kein echter Parasit zu sein wie die Angehörigen der Gattung *Entamoeba* (Schaudinn), denn letztere lassen sich nicht ohne weiteres züchten. Ich fasse diese Amöbe daher ebenso wie die den Darm der Eidechsen bewohnenden Flagellaten (*Bodo lacertae*, *Trichomastix lacertae*, *Trichomonas lacertae*) als saprophytischen Darmbewohner auf. Die Nahrung bilden Bacterien.

Charakteristisch ist nun für diese Amöbenart, daß das Plasma äußerst grobvacuoligen Bau zeigt, der vor allem auf Präparaten mit seltener Klarheit hervortritt. In den Figg. 8 u. 9 ist die Amöbe im Leben abgebildet. Die Züchtung gelang sehr gut auf dem bekannten Nährboden. In den Kulturen, in denen die später noch zu beschreibende *Amoeba diploidea* auftrat, wurde sie von dieser Form verdrängt und diente mit als Nahrung, so daß nach Verlauf weniger Wochen kein einziges Exemplar der *A. lacertae* mehr zu finden war.

Die Bewegung ist ähnlich der der *A. froschi*; an der Seite des dahinfließenden Individuums treten oft größere, lappige Ectoplasmaausstülpungen auf, in die dann das Entoplasma nachströmt und die Bewegungsrichtung umändert. Die Schnelligkeit der Bewegung steht der der *A. froschi* nicht nach. Das Plasma ist, wie schon gesagt, sehr vacuolig und läßt oft bis zu drei contractile Vacuolen erkennen, von denen stets eine an Umfang größer ist und manchmal nur allein auftritt.

Die Größe der *Amoeba lacertae* schwankt zwischen 10—20 μ. Die Cysten sind kleiner (Fig. 11).

Der Kern ist im Leben gut zu erkennen. Auf gefärbten Präparaten tritt öfters am Rande des Caryosoms eine feine Körnelung auf. Diese Körner ballen sich zu größeren Brocken zusammen und sind durch ein feines Gerüstwerk miteinander verbunden (Fig. 45). Die Teilung des Centriols ist im Leben sehr deutlich zu verfolgen, da bei dieser Form die Centralspindel (Centrodesmose) erhalten bleibt, oft bis zur Bildung der Äquatorialplatte (Fig. 10).

In Fig. 48 haben wir ein Stadium vor uns, das wie die Fig. 28 bei der *A. froschi* wahrscheinlich überfärbt ist und worin so die im Innern vor sich gehende Centriolenteilung verdeckt wird, die in der Fig. 46 dagegen deutlich zu sehen ist. In Figg. 47 u. 49 sind die Centralspindel und die Äquatorialplatte dargestellt; in den Figg. 50 u. 51 weiterhin die beiden Tochterplatten und das Ende der Teilung. Die Beendigung der Teilung erfolgt ziemlich schnell, denn oft sind die beiden Tochterkerne dicht aneinander gelagert.

Die Cysten lassen keine Besonderheiten erkennen. Sie sind ziemlich fein granuliert. Die äußere gallertige Cystenhülle weist häufige Faltungen auf.

d) *Amoeba lacustris n. sp.*

Diese Amöbe stammt aus dem Mittersee bei Lunz (Niederösterreich). Anfangs trat sie spärlich, dann in Berlin bald reichlicher auf den Kulturplatten auf, die ich mitgenommen hatte. Auf Grund geringer äußerer Unterschiede von der *A. limax* und auf Grund der Kernteilung, bei deren Studium sich ein etwas abweichendes Verhalten ergab, bezeichne ich sie als neue Art mit dem Namen *A. lacustris.*

Ihre Form ist mehr rundlich, und nur selten habe ich Exemplare angetroffen, die längsgestreckt dahinfließen. Der Körper der Amöbe ist sozusagen mehr knolliger, und es treten auf allen Seiten kurze, bucklige Pseudopodien auf (Figg. 12 u. 13), die rasch ihre Gestalt wechseln, so daß die Bewegung dieser Amöbe eine relativ leichtflüssige ist. Das Plasma ist ziemlich vacuolig auf Präparaten. Im Leben läßt diese Amöbe wie alle Limaxformen eine deutliche Sonderung in Ecto- und Entoplasma erkennen. Es sind zwei contractile Vacuolen vorhanden, die oft zu einer zusammenfließen. Die Größe schwankt zwischen 8 und 15 μ, die meisten Individuen sind etwa 10 μ groß. Die Cysten sind kleiner, etwa

6—8 μ und lassen den Kern deutlich erkennen (Fig. 64). Weitere Einzelheiten sind nicht wahrzunehmen.

Der Kern ist genau so beschaffen wie bei allen *Limax*-Formen (Fig. 56). Doch tritt bei der Teilung ein Unterschied hervor, indem nämlich die Äquatorialplatte an beiden Seiten kolbig verdickt ist.

Zunächst teilt sich das Centriol (Fig. 57), dann tritt die Äquatorialplatte auf, die auf beiden Seiten das Chromatin mit an sich zu reißen scheint, so daß auf späteren Stadien eben jene erwähnten kolbigen Verdickungen entstehen (Fig. 59—61). Chromosomen sind nicht zu erkennen. Die Äquatorialplatte ragt an beiden Seiten infolge der Anlagerung des Außenchromatins über die Zone der Spindel hinaus, wie es in Fig. 61 deutlich zu sehen ist.

Der weitere Verlauf der Teilung geht offenbar ziemlich rasch vor sich, da ich niemals ein Stadium mit zwei Tochterplatten gesehen habe. In Fig. 62 ist die Kernteilung schon beendet, und die beiden Tochterkerne liegen dicht aneinander, während sich doch sonst bei der Teilung der Kern allmählich in die Länge streckt und die Tochterkerne ziemlich weit auseinander zu liegen kommen. In Fig. 63 ist eine Verbindungsfaser der beiden Tochterkerne noch zu erkennen, die beide schon vollkommen von der Kernsaftzone umgeben sind.

Ich möchte noch bemerken, daß ich die oben geschilderte Teilung auch einmal in vivo verfolgen konnte, wo sie genau den eben geschilderten Verlauf nahm. Doch auch hierbei konnte ich die Tochterplatten nicht unterscheiden, vielmehr nahm die Teilungsgeschwindigkeit rapide gegen Ende der Teilung zu und die Tochterkerne trennten sich sehr schnell. Die Zeit, in der die Teilung bei künstlicher Beleuchtung stattfand, betrug 25 Minuten. Auch die Teilung des Centriols konnte ich hierbei nicht beobachten, wohl aber eine stärkere Anhäufung von Kernsubstanz an den Polen, so daß möglicherweise, als meine Beobachtung einsetzte, das Centriol schon geteilt war und die Tochtercentriolen mit der chromatischen Substanz in den Polplatten vereinigt waren. Die Äquatorialplatte trat dagegen sehr deutlich hervor.

a) *Amoeba horticola n. sp.*

Zu den Amöben, die ich aus einem Aufguß von Erde, und zwar von Gartenerde, züchten konnte, gehört eine Spezies, die den bisher angeführten Amöben in gewisser Beziehung ähnlich ist, sich aber von ihnen unterscheidet durch etwas größere Gestalt und durch die Teilung des Kernes, wobei hier stets differenzierte Chromo-

somen auftreten. Dadurch nähert sie sich der *A. limax*, doch auch mit dieser stimmt sie nicht überein, einmal bezüglich der Größe und dann der doch ganz anders verlaufenden Kernteilung. Ferner haben die Cysten mehr eine plump-ovale und oft ellipsoide Gestalt. Ich rechne sie trotz der oben angeführten Unterschiede zu der Gruppe der Limaxamöben, bezeichne sie jedoch als neue Art mit dem Namen *A. horticola.*

Ihre Form ist oft limaxähnlich, doch treten hier schon größere Pseudopodien auf (Fig. 14), wie auch die Individuen größer werden und etwa die Größe von 15—25 μ besitzen, so daß man diese Art eventuell als eine Übergangsform betrachten kann zu der nachher zu beschreibenden *A. albida n. sp.*

Eine Pellicula ist nicht vorhanden. Die Bewegung ist ähnlich der der *A. froschi*, was die Schnelligkeit anbelangt. Sie wechselt überaus rasch ihre Gestalt und hierbei treten deutliche lange Pseudopodien auf, so daß eine Vorwärtsbewegung mit Hilfe dieser hier sicher angebahnt wird. Ecto- und Entoplasma sind gut zu unterscheiden. Das Ectoplasma ist klar und durchsichtig und nimmt oft einen beträchtlichen Umfang des Individuums ein. Das Entoplasma ist grob granuliert und enthält kleine lichtbrechende Körnchen in großer Anzahl, die Einzelheiten in ihrer Gestalt nicht erkennen lassen. Das Entoplasma ist ferner im Leben ziemlich feinmaschig vacuolisiert. Selbst die contractile Vacuole, die hier in Einzahl auftritt, ist häufig kaum zu sehen.

Dagegen kann man die Körnchenströmung gut beobachten, die der Bewegung des Individuums folgt, wobei sich einzelne Körnchen in der Mitte immer ins Ectoplasma begeben und deutlich ein Nachströmen der Entoplasmamassen von hinten her zu verfolgen ist. An den Seiten scheint keine sehr ausgeprägte Rückwärtsströmung vorhanden zu sein, vielmehr bleiben die Körnchen hier häufig liegen, bis sie, wenn sie infolge des Fließens der Amöbe am hinteren Ende zu liegen kommen, in die Vorwärtsbewegung mit aufgenommen werden. Am anderen Ende angelangt, tauchen sie oft gleichsam unter und lassen die nachfolgende Entoplasmamasse über sich hinwegfließen, wobei sie eben oft auch zur Seite geschoben werden. Dann wiederholt sich die Bewegung von neuem.

Der Kern ist im Leben deutlich zu sehen und stellt sich gleichfalls als ein Caryosom dar, das durch die Kernsaftzone als hellen Hof vom Plasma geschieden ist. Hier treten uns aber schon Spuren von Außenchromatin in der Kernsaftzone entgegen, was weiterhin für eine Übergangsform zu der *A. albida* spricht.

Auch bei der die Zellteilung einleitenden Kernteilung dieser Form tritt ein sehr deutliches Centriol auf (Fig. 65 u. 66), das sich teilt, wobei sich das Caryosom in die Länge streckt. Auf dem in Fig. 67 abgebildeten späteren Stadium sehen wir bereits die beiden Tochterplatten, deren jede aus sechs Chromosomen besteht, von denen die drei unteren durch die darüberliegenden verdeckt werden. Wir haben also im ganzen zwölf Chromosomen vor uns und bei dem in Fig. 71 abgebildeten Endstadium sehen wir ganz deutlich deren Verteilung zu je sechs auf die beiden neuen Kerne. In obiger Fig. 67 sehen wir auch auf der einen Seite ein Korn liegen, das als Centriol zu deuten ist und nachher in Fig. 68 in die beiden Polplatten aufgenommen wird. Deutlich treten uns die oberen drei Spindelfasern entgegen, auf denen die einzelnen Chromosomen entlang wandern.

In Fig. 69 rücken die Tochterkerne ganz an die entgegengesetzten Enden des Individuums und sind nur noch durch eine deutlich wahrnehmbare, lange Faser verbunden, die wir uns aus den sechs Spindelfasern entstanden denken müssen, worauf nur noch schwache Andeutungen hinweisen.

Das Individuum streckt sich mehr und mehr in die Länge und schnürt sich endlich in der Mitte durch. Die Centralverbindungsfaser der beiden Tochterkerne ist oft bis zum Schluß überaus deutlich wahrnehmbar (Fig. 70). In Fig. 71 haben wir das schon oben geschilderte Stadium der beiden Kerne mit den je sechs Chromosomen vor uns.

Die Hoffnung, an dieser Form mit zählbaren Chromosomen eine Autogamie studieren zu können, hat sich leider bis jetzt nicht erfüllt. Die Cysten sind nur etwa 10 μ groß, und der Kern verkleinert sich sehr, so daß es ziemlich aussichtslos ist, hier die genaueren Einzelheiten einer Autogamie zu verfolgen.

Herr Dr. Hartmann hat mir eine Abbildung der Kernteilung einer anderen kleinen Erdamöbe (Fig. 55) und mehrere Präparate derselben Form, auf denen sich Autogamiestadien mit Verschmelzung der beiden Gametenkerne (Figg. 53 u. 54) befanden, freundlichst überlassen, die ich hiermit veröffentliche. Bei der Kernteilung dieser Form treten gleichfalls deutliche Chromosomen auf und zwar auch sechs in der Äquatorialplatte, deren in der Mitte beginnende Teilung in Fig. 55 schon angebahnt ist.

Anhangsweise möchte ich dann hier noch erwähnen, daß ich noch mehrere kleinere Amöbenformen in Kulturen gezüchtet habe, die ich erst später bearbeiten werde, so vor allem limaxähnliche

Formen aus Erdaufgüssen, ferner aus dem Schlamm verschiedener Seen und aus Kulturen, die mir Herr Professor Zettnow zur Verfügung gestellt hat.

Zum Schluß gebe ich mit kurzen Worten noch eine Charakterisierung aller der Amöben, die man als Limaxgruppe bezeichnen kann. Die Gestalt ist ziemlich längsgestreckt, größere Pseudopodien treten nicht auf. Die Größe ist relativ konstant und geht nicht über 30 μ hinaus. Der Kern stellt ein Caryosom dar, umgeben von der hellen Kernsaftzone, die manchmal schon Spuren von Außenchromatin enthalten kann. Eine Kernmembran fehlt noch. Die Kernteilungen variieren in Form und Ausbildung der Äquatorialplatten bald ohne, bald mit deutlichen Chromosomen. Konstant ist die Centriolenteilung, die die Kernteilung einleitet. Die Geschlechtsvorgänge bestehen in einer Autogamie. Zu dieser Gruppe gehören die *Amoeba limax* Vahlkampf als Typus, ferner die hier beschriebenen Arten *A. froschi, spinifera, lacertae, lacustris* und die in letzter Zeit vielfach aus Dysenteriestühlen gezüchteten und teilweise für Dysenterieamöben gehaltenen Formen. (Musgrave u. Clegg, Lesage, Walker, Weynon, Viereck.) Wie aus den Abbildungen der betreffenden Autoren hervorgeht, besitzen diese Formen dieselbe Größe usw. und denselben Bau des Kernes wie die Limaxformen, nämlich ein großes Caryosom mit hellem Hof (Caryosomkern). Sie stimmen somit nicht mit den echten parasitischen und pathogenen (Dysenterie-)Amöben überein, was auch schon Weynon und Viereck im Gegensatz zu Muscrave und Clegg usw. hervorgehoben haben.

Die Kernstruktur der parasitischen Amöben ist nämlich nach den Untersuchungen von Schaudinn, Weynon, Viereck, Hartmann eine viel kompliziertere. (Vgl. Abbildungen bei Hartmann und Wenyon.) Dasselbe gilt auch für die Cysten.

f) *Amoeba albida n. sp.*

Diese Amöbe, die ich aus einem Aufguß von Gartenerde aus unserem Institutsgarten gezüchtet habe, trat anfangs nur spärlich auf, doch nach einiger Zeit immerhin reichlich genug, um sie eingehend zu untersuchen.

Ich bemerke hier gleich, daß diese Kulturen aus Erde noch mit anderen Protozoen verunreinigt waren, ja es traten auch kleinere Limaxformen auf, die ich noch nicht genauer untersucht habe. Nach einigen Kernteilungsbildern, die ich von diesen kleinen Formen schon

besitze, stimmen sie in der Kernteilung mit den oben erwähnten Limaxformen überein und bieten weiterhin keine interessanten Eigenschaften. Die Kulturen waren also anfangs nicht rein, doch verschwanden später die limaxartigen Amöben. Eine genaue Unterscheidung der *Amoeba albida* von diesen kleinen Amöben war sehr wohl möglich, da sie die größte aller von mir untersuchten Formen darstellt und oft eine Größe bis nahezu 50 μ erreichte. Im Durchschnitt waren die Individuen der *A. albida* etwa 20—30 μ groß und weiterhin stets charakterisiert durch ihre überaus hyaline Beschaffenheit und die Klarheit und Durchsichtigkeit ihres Plasmas, weshalb ich sie *A. albida* nenne. Doch ist sie nicht zu verwechseln mit der *A. alba* Penard, die ja eine Pellicula besitzt.

Auch von der vorher besprochenen *A. horticola*, die ja auch aus Gartenerde stammt, wenn auch von einem ganz anderen Orte, unterscheidet sich die *A. albida*.

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung der *A. albida* über. Die Ausdehnung des hyalinen Ectoplasmasaumes ist aus den Figg. 17—19 ersichtlich, ebenso die Pseudopodienbildung und Gestaltsveränderung. Auf den Kulturplatten dehnt sich das Plasma noch mehr aus, so daß die Amöbe oft eine beträchtliche Größe einnimmt und nach allen Seiten in unregelmäßiger Art und Weise ihre Pseudopodien aussendet. Sie erinnert dann bisweilen an die *A. vespertilio*, mit der sie jedoch keineswegs identisch ist. Vielmehr sind die Pseudopodien beispielsweise zwar dünn und verjüngen sich stark nach ihren Enden zu, aber sie laufen niemals spitz aus, sondern sind stets abgerundet.

Die Bewegung ist als langsam zu bezeichnen. Selten nimmt die Amöbe runde Formen an, die Pseudopodien sind in ständiger Bewegung begriffen, erreichen aber nie die Größe und Ausdehnung des *Radiosa*-Typus, sondern treten ungleich auf und gehen stets wieder, wenn das Tier seine Richtung ändert, nach und nach zurück.

Im Entoplasma findet man stets eine Anzahl von Vacuolen, die besonders auf gefärbten Präparaten deutlich zutage treten. Es handelt sich teils um Flüssigkeits-, teils um Nahrungsvacuolen, die Bacterienhaufen in mehr oder weniger veränderter Form enthalten. Oft bilden diese Bacterienhaufen einen Ballen, der aus lauter kleinen rundlichen Bacterienresten sich zusammensetzt, wie aus den Figuren zu sehen ist. Auch Parasiten, auf die ich schon früher hingewiesen habe (Fig. 83 u. 84), treten in solchen Vacuolen auf. Gewöhnlich ist nur eine einzige große contractile Vacuole zu bemerken; es kommen jedoch auch zwei kleinere vor.

Der Kern, der in Einzahl vorhanden ist, besitzt eine Membran, an deren Innenseite Außenchromatin in Form feiner Körnchen anliegt, und unterscheidet sich dadurch von den bisher beschriebenen Kernen der *Limax*-Gruppe. Die Hauptmasse der färbbaren Kernsubstanzen ist auch hier noch im Caryosom vereinigt, das von einer ziemlich breiten wabigen Kernsaftzone umgeben ist. Der Kern ist im Leben sehr deutlich wahrnehmbar infolge seiner Größe. Das Caryosom weist häufig in seinem Innern Vacuolen auf, deren ich bis zu drei beobachtet habe. An gefärbtem Material trat des öfteren eine einzige große Caryosom-Vacuole auf, die von dem Chromatin des Caryosoms wie von einem Ringe umgeben war. Die färbbare Substanz des Caryosoms ließ bei genügender Differenzierung einen netzförmigen Bau erkennen. Die Maschen dieses Netzes waren von feinen Granula besetzt, vor allem an den Knotenstellen.

Zu Beginn der Kernteilung tritt im Innern des Caryosoms ein rundliches Gebilde, das Centriol, auf, das sich teilt (Fig. 72). Nicht zu verwechseln ist dieses Centriol mit etwaigen Kernvacuolen, die sich durch andere Färbung und Lichtbrechung unterscheiden. Vor allem sieht man die Teilung des Centriols sehr deutlich an nach Heidenhain gefärbten Präparaten, natürlich nur nach entsprechender Differenzierung.

Der ganze weitere Kernteilungsvorgang verläuft nun so schnell, daß alle weiteren Einzelheiten ineinander übergehen. Die ganze Kernmasse ist so verbacken, daß eine deutliche Unterscheidung der Tochtercentriolen, der Äquatorialplatte oder gar der Chromosomen nicht möglich ist. In Fig. 73 sind die Tochtercentriolen noch wahrzunehmen. Doch das ist das einzige Bild, das ich von einer Centriolteilung erhalten habe. In der Fig. 74 sind die Tochtercentriolen mit der chromatischen Substanz so verbacken, daß man ihr weiteres Schicksal nicht verfolgen kann. Ob die Fig. 75 an dieser Stelle einzuschalten ist, vermag ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Möglicherweise kann sie auch nach Fig. 80 folgen, worauf die leichte Einbuchtung der Kernmembran hindeutet. Die Polplatten sind bei dieser Form stark ausgeprägt, wie in den Figg. 76 u. 77 zu erkennen ist. Es tritt dann in der Mitte die Andeutung einer Äquatorialplatte auf, am deutlichsten in Fig. 79. Während der Mitose des Caryosoms ist auch im Außenkern an der Membran noch Chromatin vorhanden. Diese Mitose erinnert an das von Prowazek abgebildete Teilungsstadium von *Entamoeba buccalis* (Hartmann u. Prowazek 1907 Fig. 5) und läßt die Ineinanderschachtelung zweier Kerne deutlich erkennen. Eine Teilung der Äquatorialplatte habe ich

niemals auf Präparaten gesehen. Die Tochterkerne rücken nun sehr schnell auseinander, wobei die Kernmasse eine unregelmäßig gekrümmte Gestalt aufweist, und stehen oft, wie Fig. 81 zeigt, noch durch einen Faden in Verbindung, der auch bei der *Amoeba horticola* auftritt. In Fig. 82 haben wir das Endstadium vor uns. Die Tochterkerne runden sich ab und bald darauf tritt die Zellteilung ein.

Zu Beginn der in den Cysten dieser Form vor sich gehenden und genauer untersuchten Autogamie verkleinern sich nun die Individuen durch successive Zweiteilung, so daß oft eine Unterscheidung von den kleineren *Limax*-Formen schwierig wurde. Doch habe ich alle Übergangsstadien der Größenveränderung aufgefunden und kann mit ziemlicher Bestimmtheit sagen, daß die zu beschreibende Autogamie in den Cysten dieser Form vor sich geht. Die Cysten sind etwa im Durchschnitt 15 μ groß. Doch habe ich auch Cysten gefunden von etwa 20—25 μ, die dadurch charakterisiert waren, daß sie innere Schrumpfungen aufwiesen, wobei sie dann die Form eines fünf- bis mehrstrahligen Sterns annahmen (Fig. 20). Diese Cysten können sich oft zusammenziehen, so daß sie die mittlere Größe von 15 μ erreichen. Andererseits trocknen sie auch oft aus und gehen zugrunde, was daraus ersichtlich ist, daß sie einmal auf Präparaten nach Fixierung mit Flemming'scher Flüssigkeit eine intensive Gelb- bis Braunfärbung annahmen und sich nach Heidenhain überhaupt nicht färbten, ferner auf Agarplatten, auf die sie übergeimpft wurden, nicht angingen, sondern von Bacterien vollends zerstört wurden.

In den normalen Cysten dagegen spielten sich nun die interessanten Vorgänge am Kern ab, die als Autogamie aufzufassen sind. Ich habe meine ausführlichen Untersuchungen gerade an dieser Form vorgenommen, weil sie größer als alle anderen ist und mithin auch die Kerne und Reduktionskörper größer und deutlicher erscheinen mußten als bei den Formen aus der *Limax*-Gruppe. Erschwert wurden die Untersuchungen durch das Auftreten von Zellparasiten, die oft die ganze Cyste füllten und die genaueren Vorgänge bei der Autogamie undeutlich erscheinen ließen, wenn auch der Kern sich durch intensivere Färbung von den helleren Parasiten unterschied (Fig. 85).

Weitere Schwierigkeiten bestehen in der immerhin doch relativen Kleinheit des Objekts und in unserer mangelhaften Färbetechnik. Gegeben ist vielleicht auch die Möglichkeit einer verschiedenen Deutung der erhaltenen Bilder bezüglich ihres zeitlichen Nacheinanders, das am lebenden Objekt absolut nicht zu verfolgen ist infolge der langen Dauer der Autogamie, die stets 24 Stunden

und darüber in Anspruch nimmt. Für Lebendbeobachtung ist hinderlich besonders auch die Undurchsichtigkeit der Cysten und das Vorhandensein von Körnern und Körnchen, von Bacterienresten und Parasiten. Trotz alledem glaube ich doch den Verlauf der Autogamie einigermaßen klar gestellt zu haben. Und zwar bot sich mir hierbei ein wichtiger Hilfsfaktor, nämlich das Auftreten eines vegetativen Kernes, der allmählich an den Rand der Cyste rückt und dort resorbiert wird. Die zeitlichen Beziehungen dieser einzelnen Stadien der Auflösung dieses Kernes zu der Ausbildung der sich am generativen Kern abspielenden Autogamie sind ziemlich konstanter Natur und lassen sehr wohl den Schluß auf die Aufeinanderfolge der Stadien am generativen Kern zu.

Zunächst liegt in der Cyste ein großer Kern mit sehr großem, stark färbbarem kompakten Caryosom (Fig. 86). In der Kernsaftzone ist kein Außenchromatin mehr vorhanden im Gegensatz zu den vegetativen Formen. Dieser große Kern teilt sich nun hantelförmig, meist durch heteropole Einschnürung (Fig. 87); allein nicht immer ist der Unterschied besonders auffallend (Fig. 88), vielmehr sind oft zunächst beide Kerne annähernd gleich groß. Leider sind keine Details bei dieser Kernteilung zu ermitteln.

Wie sich aus dem weiteren Schicksal der beiden Kerne ergibt, ist der große als vegetativer, der kleinere als generativer Kern aufzufassen, in Übereinstimmung mit dem Macro- und Micronucleus der Infusorien. Es ist dies mit ein Fall, wo die vegetativen und generativen Kernsubstanzen in 2 Kerne getrennt auftreten. Ähnliche heteropole Teilungen bei tierischen Organismen sind uns noch bekannt bei *Haemoproteus* und bei den Trypanosomen (Schaudinn u. Prowazek), bei der Doppelbefruchtung von *Didinium nasutum* (Prandtl 06) und bei den Dicyemiden (Hartmann 04 u. 07). Interessant ist im letzteren Falle, daß auch dort bei bei der heteropolen Teilung — allerdings einer echten Mitose — der große Kern zum vegetativen oder somatischen Kern wird.

Der vegetative Kern lockert sich während der Vorgänge am generativen Kern bei der *Amoeba albida* auf, gewinnt ein grobmaschiges Aussehen, rückt gewöhnlich an den Rand heran und plattet sich an der Cystenmembran ab. In Fig. 92 z. B. ist er schon so weit aufgelöst, daß nur noch seine scharf umrandete Außenkontur zu erkennen ist. Manchmal ist er auch auf diesen Stadien noch nicht ganz bis an den Rand gelangt (Fig. 93, 99 u. 100), doch ist dies nicht die Regel, vielmehr wird er meist schon früher resorbiert und verschwindet in Fig. 103 vollständig.

Der kleinere generative Kern nimmt währenddem eine ganz eigentümliche Form an, nämlich die einer unregelmäßigen und verbackenen Tetrade, wie sie in den Vorstadien der Ei- und Samenreife so vielfach beschrieben sind. Die Stadien dieser tetradenähnlichen Gestaltung des generativen Kerns liegen in den Figg. 90—94 vor. An einer Seite verdicken sich nun die Enden dieser übereinander gekreuzten Kernfigur und es tritt die Abschnürung zweier kleinen Kerne ein (Fig. 95), ein Vorgang, den wir als die Reduktionsteilung des einen Gametenkernes oder der beiden Gametenkerne aufzufassen haben, wie ich nachher auseinandersetzen werde. Es vollzieht sich dann auch am anderen Gametenkerne die Reduktionsteilung, wobei gleichfalls entsprechend den zwei Reduktionsteilungen bei der Eireife der Metazoen zwei Reduktionskerne abgeschnürt werden. In Fig. 96 haben wir also vier Reduktionskerne vor uns, die allmählich auf den weiteren Stadien der Figg. 97—100 resorbiert werden.

Inzwischen hat sich der generative Kern in der Mitte schon eingeschnürt, was als Beginn der Teilung der beiden nachher wieder copulierenden Gametenkerne anzusehen ist. Schwierig in der Deutung bleibt hier immerhin diese eigenartige und späte Teilung der Gametenkerne. Doch man muß schon vor der Reduktionsteilung eine innere, wenn auch noch nicht äußerlich beendete Teilung der Gametenkerne in den Stadien der Figg. 93—99 annehmen. In der Fig. 99 ist diese Teilung der beiden Gametenkerne bereits so weit fortgeschritten, daß diese nur noch durch einen dünnen Verbindungsfaden zusammenhängen. Die Gametenkerne rücken immer weiter auseinander, bis die Resorption der Reduktionskerne beendet ist (Fig. 100). Dann tritt allmählich wieder eine Annäherung ein, die schließlich zur Verschmelzung, der Copulation der Gametenkerne, führt, wie dies aus den Figg. 101—105 ersichtlich ist.

Das aus der Verschmelzung der Gametenkerne entstandene Syncaryon liegt meist etwas seitlich von der Mitte und verharrt im Ruhezustande, bis es bei der Excystierung, die bei der Übertragung auf neue Kulturplatten erfolgt, aufquillt und bald die Größe des Kernes der vegetativen Amöbenformen erreicht.

Da ich die oben geschilderte Serie nicht hintereinander am Leben verfolgen konnte, so könnte immerhin die Möglichkeit einer anderen Deutung der Reihenfolge gegeben sein. So könnten vielleicht die Stadien in den Figg. 91—93 als Verschmelzung gedeutet werden nach den Stadien der Figg. 99—101 mit daran anschließender Reduktion.

Doch ich glaube, daß die obige Schilderung dem wirklichen Vorgange der Autogamie entsprechen dürfte, vor allem eben im Hinblick auf die korrespondierenden Auflösungsstadien am vegetativen Kern.

Seitdem Schaudinn für *Entamoeba coli* (1903) und bald darauf Prowazek für verschiedene Flagellaten eine autogame Befruchtung festgestellt haben, sind eine Reihe ähnlicher Befruchtungsvorgänge inzwischen bekannt geworden (Schröder 1907 bei *Sphaeromyxa labrazesi*, Neresheimer 1907 bei *Ichthyophthirius*), so daß an dem Vorkommen derartiger geschlechtlicher Vorgänge wohl nicht mehr gezweifelt werden kann.

Eine zusammenhängende Darstellung aller dieser Befunde von M. Hartmann (1908) ist im Drucke und sei daher darauf verwiesen.

Das Charakteristische der Autogamie in allen angeführten und bisher bekannten Fällen besteht in der Verschmelzung zweier Gametenkerne eines und desselben Individuums nach vorangehender Teilung des Geschlechtskernes in zwei Gametenkerne mit anschließender Reduktion. Der ganze Vorgang spielt sich meist in einer Cyste ab.

Legen wir uns nun zunächst die Frage vor, ob wir es bei der Autogamie mit einer ursprünglichen Befruchtungsweise zu tun haben, so dürfte ihr Vorkommen, das bei den Amöben und primitiven Flagellaten fast ausschließlich den einzigen Modus eines geschlechtlichen Vorganges darstellt, vielleicht dafür sprechen, da die Autogamie eben den einfachsten Befruchtungsmodus abgibt, der sich an einem einzigen Individuum vollzieht. Andererseits scheint es sich, wie bei *Sphaeromyxa*, um einen rückgebildeten Vorgang (Pädogamie) zu handeln, ähnlich wie bei der Parthenogenese der weiblichen Formen sowohl bei Protozoen wie bei Metazoen, die mit der Autogamie verwandt ist und sicher als Rückbildung der geschlechtlichen Befruchtung anzusehen ist. Und wenn die Autogamie auch eine Rückbildung ist in manchen Fällen, so kann doch dies gerade ein Zurückgehen bedeuten auf einen primitiven Modus der Befruchtung, so daß die Autogamie ohne Zweifel als einfachste Lösung des Befruchtungsproblems jedenfalls bezeichnet werden muß ohne Rücksicht darauf, ob sie in der Tat auch die ursprünglichste Form darstellt. Eine Entscheidung dieser Fragen ist vor der Hand noch nicht zu fällen, ehe wir nicht mehr Fälle von Autogamie kennen, die uns einen Einblick in ihr Wesen gewähren.

Einer Erklärung harrt vor allem noch die Frage, worin die

Teilung des Geschlechtskernes in die beiden Gametenkerne begründet sei.

Ich möchte noch hinweisen auf die Ähnlichkeit der Bilder bei der hier beschriebenen Autogamie mit den Tetradenfiguren in den Vorstadien der Ei- und Samenreife, wenngleich wir es hier nicht mit einzelnen Chromosomen, sondern mit einem Kern resp. zwei Kernen zu tun haben. Ob es sich weiterhin dabei um ähnliche Vorgänge handelt, läßt sich vor der Hand nicht entscheiden.

g) *Amoeba diploidea* Hartmann und Nägler.

Über diese interessante Art, die durch die vollständige Autonomie der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus charakterisiert ist, habe ich schon gemeinsam mit Herrn Dr. Hartmann in einer vorläufigen Mitteilung (1908) berichtet, wobei wir vor allem schon auf die theoretische Bedeutung speziell für das Reduktionsproblem hingewiesen haben. Hier sollen nun die genaueren Befunde über diese Form folgen.

Die *Amoeba diploidea*, wie wir sie auf Grund ihrer Doppelkernigkeit genannt haben, trat bei den Ausstrichen aus dem Inhalte des Enddarms einer Eidechse (*Lacerta agilis*) auf die Agarplatten auf, neben der gewöhnlichen und oben beschriebenen *A. lacertae*. Die *A. diploidea* unterscheidet sich von allen Arten durch das typische Vorkommen des Kernes in Zweizahl und durch ihren höchst eigenartigen Entwicklungszyklus, bei dem ich zum ersten Male in der Ordnung der unbeschalten Amöbinen eine Copulation zweier gleich großer Amöben in einer Cyste beobachtet habe.

Da es mir zunächst nur einmal gelang, sie in Ausstrichen aus dem Enddarminhalte einer Eidechse zu finden, und dann allerdings fortdauernd weiter zu züchten, so muß ich wohl annehmen, daß sie nicht ein typischer Bewohner des Eidechsendarmes ist, sondern vielleicht bei der Nahrung mit aufgenommen wurde als Cyste und so auch wieder zur Ausscheidung gelangte, da sie sich den neuen Verhältnissen nicht anpassen konnte.[1]) Trotzdem ich ca. 20 Eidechsen im Laufe meiner Untersuchungen zur Verfügung hatte, habe ich sie nur ein einziges Mal aus einem Kulturausstrich erhalten, was mich also zu der obigen Annahme berechtigen dürfte. Die Bestätigung hierfür erbringt der Umstand, daß ich diese Amöbe gegen Ende

---

[1]) Dasselbe gilt offenbar von den von Lésage, Musgrave u. Clegg und Walker aus Dysenteriestühlen usw. gezüchteten Amöben.

meiner Untersuchungen aus einem Aufguß von Gartenerde habe züchten können.

Auf den Kulturplatten ging die *A. diploidea* sehr gut an schon bei Zimmertemperatur. Sie ernährte sich von Bacterien, den Individuen der *A. lacertae*, die sie ganz zum Aussterben brachte, und von Flagellaten, die sehr nahe verwandt sind mit der von Dobell (1907) als *Copromonas subtilis* beschriebenen Art. Diese Flagellaten traten gleichfalls nur einmal auf. Die anderen Flagellaten, die als typische Parasiten der Eidechse zu bezeichnen sind, also *Bodo lacertae*, *Trichomastix lac.*, *Trichomonas lac.*, gingen auf den Agarplatten leider nicht an und kommen also als Nahrung nicht in Betracht. Die mit *Copromonas* verwandten Flagellaten bildeten dagegen mit eine Hauptnahrung der *A. diploidea* und oft habe ich Präparate erhalten, auf denen die Amöben im Innern von größeren Vacuolen noch deutlich erkennbar diese Flagellaten oder Individuen der *A. lacertae* enthielten.

Die *Amoeba diploidea* (Fig. 21) erinnert in ihrem Äußern sehr an gewisse Erdamöben, wie sie Penard (1902) beschrieben hat, z. B. an *A. sphaeronucleolus* und *A. alba*. Sie besitzt wie diese eine ziemlich resistente Pellicula. Auch Plasma- und Pseudopodienbildung erinnern lebhaft an obige Formen, so daß man sie sehr wohl als jenen nahe verwandt bezeichnen kann. Auch ihr Vorkommen spricht hierfür, da sie ganz sicher nur in dem einen Falle bei der Nahrungsaufnahme von den auf feuchter Erde lebenden Eidechsen auf Erdkrumen haftend mit in den Darm gelangt ist und sonst in der Erde lebt. Das Plasma ist deutlich gesondert in Ecto- und Entoplasma, vor allem in der Bewegung. Doch erreicht das Ectoplasma niemals die Ausdehnung wie bei der *A. albida*. Man könnte sie vielleicht verwechseln mit der *Entamoeba coli*, wenn nicht das eigenartige Vorkommen der zwei Kerne, auf das ich gleich eingehe, sie von jener scharf unterschiede. Die Pellicula weist häufige Schrumpfungen auf mit übereinander geschlagenen und gefalteten Linien wie bei der *A. terricola*. Die Pseudopodien entstehen als Ausstülpungen an der Oberfläche und werden niemals groß, sondern fließen vielmehr bald langsam wieder zurück. Die Bewegung geschieht so, daß sich das Ectoplasma langsam vorwölbt, einige stumpfe Ausläufer mit Faltungen bildet, während das Entoplasma mehr oder weniger grob granuliert folgt.

Die Größe beträgt etwa 15—30 μ im Durchschnitt, doch kommen auch noch größere Individuen vor.

Was diese Amöbe am besten charakterisiert, ist, wie gesagt, das Vorkommen des Kernes in Zweizahl. Doch nach dem oben

Gesagten geht wohl mit aller Sicherheit schon hervor, daß diese Form mit der *A. binucleata* (Schaudinn 1895) keineswegs übereinstimmt, da ferner auch die Kernteilung ganz anders verläuft. Die beiden Kerne liegen einander dicht an, wobei sie sich gegenseitig abplatten, und sind geschieden durch eine Zwischenmembran, die sich auf Präparaten dunkler färbt (nach Heidenhain) als die übrigen Teile der Kernmembran (Fig. 106).

Diese beiden Kerne sind, wie sich später herausstellen wird, die Gametenkerne, die bei der Copulation zweier Amöben nicht verschmolzen sind.

Der einzelne Kern besitzt ein stark ausgebildetes Caryosom, umgeben von einer hellen Zone, die sehr viel Außenchromatin enthält, das in einem feinen Alveolarwerk eingebettet ist. Gegen das Protoplasma ist der Kern durch eine deutliche Kernmembran abgegrenzt. Das Caryosom besitzt wabigen Bau mit deutlich erkennbarem Alveolarwerk (Fig. 107).

Bei der agametischen Zweiteilung teilen sich beide Kerne gleichzeitig, wobei die Teilungsfiguren zunächst parallel nebeneinander liegen, sich später aber überkreuzen und jedes Tochterindividuum von jedem Kern die Hälfte erhält. Das Caryosom läßt öfters im Innern ein großes Korn erkennen, das wohl entsprechend den übrigen Formen als Centriol anzusprechen ist (Fig. 107). Eine Teilung dieses Centriols zu verfolgen, war mir leider an diesem Objekt nicht möglich, da die Chromatinmasse des Caryosoms bei der Teilung so verbacken ist, daß trotz schärfster Differenzierung eine Sonderung nicht erkennbar ist. Bei der Kernteilung, die in den Figg. 108—117 abgebildet ist, strecken sich die Caryosome zunächst in die Länge (Figg. 108—110). Das Außenchromatin bildet anfangs eine ringförmige, körnige Zone in der Mitte des gestreckten Caryosoms, später wird es im Caryosom aufgenommen (Figg. 112 ff.). Auf späteren Teilungsstadien (Figg. 113—116) schnürt es sich an den Enden wieder ab und hängt oft noch durch einen Verbindungsfaden mit der Caryosommasse zusammen. Schließlich löst es sich ganz los und bleibt als lockere Masse an den Polen gelagert (Figg. 114 u. 125).

Die Kerne legen sich übereinander zu einer chiastischen Stellung und enthalten im Innern des Caryosoms oft mehrere größere und kleinere Vacuolen (Figg. 114 u. 115), die in Fig. 118 besonders groß ausgebildet sind.

In Fig. 111 tritt das Außenchromatin bei der Kernteilung gesondert auf und ist zunächst noch nicht mit den chromatinhaltigen Polplatten des Caryosoms verbacken, die hier durch eine Central-

spindel in Verbindung stehen. Dieses betreffende Stadium zeigt uns ganz deutlich eine Sonderung der Kernbestandteile und kann eventuell als Zwischenstadium gedeutet werden, wo nun eine Äquatorialplatte sich bilden kann. Diese ist jedoch nicht zu erkennen infolge der nun auftretenden Verbackung der Kernmasse, wohl aber sind auf späteren Stadien (Fig. 115) die Tochterplatten wahrzunehmen, die nach der Mitte zu zugespitzt etwa die Gestalt eines stumpfen Dreiecks besitzen. Die Teilung verläuft also nur scheinbar amitotisch. Die Doppelkerne rücken zum Schluß an die entgegengesetzten Enden der Zelle und hängen oft noch durch einen dünnen Faden zusammen. Die Zelle beginnt sich jetzt zu teilen und jedes Tochterindividuum hat mithin wieder zwei Kerne, die sich aneinander lagern (Fig. 116). Das Außenchromatin, das sich in etwas verdichtetem Zustand vom Caryosom losgelöst hatte und diesem gegenüber im Kerne lag (Fig. 117), löst sich vollends auf und umgibt wieder in Form feiner Körnchen das Caryosom.

Durch einander korrespondierende Kernteilungen, die nicht immer gleich eine Zellteilung im Gefolge haben, kommen Multipla der Zweizahl des Kernes vor, also 4, 6 (Figg. 119 u. 120) und sogar 8 Kerne, was ich als die Höchstzahl betrachten muß, da ich niemals Individuen mit höherer Kernzahl gesehen habe. Und auch diese Formen mit 8 Kernen sind immerhin selten. Daß es auch anormalerweise Individuen mit ungerader Kernzahl gibt, möchte ich nicht unerwähnt lassen. So sieht man bisweilen drei- und fünfkernige Formen (Fig. 121), was wohl darin seine Erklärung findet, daß bei der vor sich gehenden Kernteilung ein Kern sich nicht mit teilt und so eine ungerade Zahl herauskommt.

Ja selbst einkernige Formen habe ich, wenn auch selten und meist nur bei jungen, eben aus der Cyste geschlüpften Individuen gesehen. Diese Individuen wachsen entweder zu relativ großen Formen mit einem einzigen großen Kern heran (Fig. 122), oder ihre Kerne teilen sich (Figg. 123 u. 124) und die Tiere gehen zugrunde, wie man oft aus der völlig veränderten Struktur des Plasmas schließen kann. Auf die Entstehung der einkernigen Formen gehe ich erst später ein.

Nach obiger Schilderung der von der gewöhnlichen Form durchaus abweichenden und seltenen Kernteilungsmodi gehe ich nun dazu über, die beobachtete Copulation zweier Amöben zu beschreiben. Es handelt sich bei dieser Copulation um eine Macro-isogamie, wobei stets zwei annähernd gleich große Amöben copulieren, nachdem sie einige Zeit (2—3 Wochen) übergeimpft sind. Daraufhin umgeben

sie sich mit einer gemeinsamen Cystenmembran und verschmelzen vollkommen innerhalb der Cyste (Fig. 127). Dieses Aneinanderlagern verschiedener Amöben und gemeinsame Encystieren habe ich auch im Leben verfolgen können (Fig. 22 u. 23).

Zunächst lockern sich die ganzen Kerne auf (Fig. 128). Das Caryosom gibt Stoffe ab und verdichtet sich noch mehr. In der Cyste sieht man die beiden Copulanten noch scharf getrennt. Die Kerne geben nun Chromatin in Form von Chromidien ab, die allmählich zugrunde gehen und somit als vegetative Chromidien aufzufassen sind. Während dessen verschmelzen die beiden Kerne in jedem Copulanten (Figg. 129 und 130) und allmählich auch die Plasmaleiber der copulierenden Amöben (Fig. 131 ff.). Sobald diese Verschmelzung der Caryosome und damit das Endstadium der vorausgegangenen Befruchtung erreicht ist, setzt bei beiden Syncaryen die Reduktion ein. Die Caryosome teilen sich wieder, wobei einmal eine vollkommene Durchschnürung auch des gesamten Kernes eintreten kann (Fig. 131), im anderen Falle die geteilten Caryosome noch von der gemeinsamen Kernmembran zunächst umschlossen sind (Figg. 132 u. 133). Auf die Bedeutung der zwei Modifikationen der Reduktionsteilung für die Zurückführung der Kernreduktion durch Ausstoßen von Caryosomteilen bei anderen Protozoen auf die gewöhnliche Kernteilung haben wir schon in der vorläufigen Mitteilung hingewiesen.

Diese Teilung ist als erste Reduktionsteilung zu bezeichnen. Während sich nun der eine abgeschnürte erste Reduktionskern nochmals teilen kann, wie dies in den Figg. 134—136 dargestellt ist, geht bei dem ursprünglichen Caryosom die zweite Reduktionsteilung vor sich, so daß wir es also im ganzen mit sechs Reduktionskernen zu tun haben (Fig. 136), die zugrunde gehen.

Die beiden Syncaryen rücken dann aneinander, platten sich ab und besitzen im Innern ein kleines Caryosom und wenig Außenchromatin (Figg. 137 u. 138).

Nach dem Überimpfen auf eine neue Kulturplatte schlüpfen die Tiere aus und zwar in der Regel mit den zwei aneinander gelagerten Kernen, um von neuem den vegetativen Abschnitt ihres Lebenszyklus zu beginnen. In Figg. 24 u. 139 sind solche Individuen dargestellt. Das Plasma wird vacuoliger, die Caryosome werden größer und das Außenschromatin nimmt an Menge zu. Damit ist der höchst eigenartige Entwicklungszyklus der *A. diploidea* beschrieben.

Zum Schluß möchte ich noch für die Entstehung der einkernigen Individuen verschiedene Möglichkeiten schildern, die nebeneinander vorkommen, wie ich mich überzeugt habe.

Der erste Fall ist der, daß infolge irgendwelcher Degenerationen die eine der copulierenden Amöben zugrunde geht, so daß hier gleichsam eine Art Parthenogenese vorliegt, wo nun die beiden Kerne des nicht degenerierten Individuums zu dem Syncaryon verschmelzen (Fig. 125). Dieser Fall ist der häufigste.

Ferner kann es auch — wenn auch nur zwei Fälle zur Beobachtung gelangten — vorkommen, daß die beiden reduzierten Gametenkerne der copulierenden Amöben zu einem einzigen Kern verschmelzen (Fig. 126).

Die weitere Möglichkeit, daß sich nur eine Amöbe encystiert und aus der Cyste durch Verschmelzung der Kerne ein Individuum mit nur einem Kern hervorgeht, habe ich nicht beobachten können, wenn auch diese Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen ist.

Die Bedeutung, die den hier geschilderten Befunden an der *Amoeba diploidea* zukommt für die sogenannte Hypothese der Gonomerie der Keimbahnzellen (Haecker) und vor allem für die Erklärung des Reduktionsproblems ist schon in der vorläufigen Mitteilung eingehend erörtert worden. Hier soll daher nur auf einige Punkte noch hingewiesen werden.

Wir haben gesehen, daß es sich in diesem Falle sogar um ein Selbständigbleiben, um eine Autonomie zweier Gametenkerne während des ganzen vegetativen Lebens bis zu der durch die Copulation zweier Amöben eingeleiteten Verschmelzung mit darauf folgender Reduktion handelt.

Nachdem durch Rückert, Haecker, Conklin u. a. m. sogenannte gonomere Kernzustände bekannt geworden waren, hat Haecker später versucht, diese Gonomerie für die ganze Keimbahn nachzuweisen. Doch konnte er in seinen Untersuchungen nur das häufige Vorkommen zweier symmetrischer Nucleolen als Beweis dafür anführen. Haecker (1902) hat damals sowie in einem späteren Referat (1907) alle Beobachtungen, die für eine Gonomerie zu sprechen scheinen, zusammengestellt, worauf ich hier verweise.

All das von Haecker zusammengetragene Material ist jedoch nicht imstande, seine Hypothese zu beweisen, wie vor allem O. Hertwig (1906) und Fick (1907) ausgeführt haben.

Abgesehen von der *A. diploidea* gibt es jedoch auf pflanzlichem Gebiet zwei einwandsfreie Beispiele, das eine von Claussen an *Pyronema confluens*, einem Ascomyceten, das andere von Blackman

und Fraser und von Christman an Uredineen, worauf ich wegen der Klarheit und Deutlichkeit dieser Befunde näher eingehen möchte.

Bei *Pyronema confluens* (Claussen 1908) haben wir einen analogen Fall von verzögerter Kernverschmelzung, indem dort die zwei nebeneinander gelagerten Sexualkerne, die nach älteren Angaben (Harper) im Ascogon verschmelzen sollten, sich durch die Keimbahn der ascogenen Hyphe hindurch bis zur Bildung des primären Ascuskernes erhalten und dann erst verschmelzen, worauf sofort die Reduktion eintritt.

Ein weiteres Beispiel geben die Uredineen ab (Blackman 1904, Blackman u. Fraser 1907, Christman 1905 u. 1907, Fischer 1907), wo die Kernverschmelzung erst in der Teleutospore eintritt. Wir haben bei den Uredineen zu unterscheiden zwischen der sexuellen Generation, die nach dem Grundtypus der Uredineenentwicklung von der Basidiospore bis zur Anlage der Aecidiospore reicht, und der sporenbildenden agametischen Generation, welche die Aecidiosporen, Uredosporen, Teleutosporen umfaßt und mit der Bildung der Basidiosporen abschließt. Der Sexualakt findet beim Verschmelzen zweier Hyphen, die aus den Basidiosporen entstanden sind, statt und zwar zur Anlage der Aecidiosporen. Die aus der Befruchtung hervorgegangene agametische Generation hat nun stets zwei Kerne, die unverschmolzenen Gametenkerne, in jeder Zelle.

Mit Lotsy (1907) kann man die erste Generation auch als x-Generation bezeichnen, da die Zellen einkernig sind und die Kerne die einfache Chromosomenzahl besitzen (haploid), ferner die zweite als 2 x-Generation, da hier einmal die Zellen doppelkernig (diploid) sind, ein sogenanntes Syncaryon[1]) besitzen und weiterhin in der Teleutospore einen einzigen Kern mit doppelter Chromosomenzahl. Die Reduktion tritt bei der Basidienbildung ein durch je zwei aufeinander folgende Kernteilungen, so daß die vier Basidiosporen bildenden Zellen je einen Kern mit halber Chromosomenzahl erhalten und nun die Basidiosporen liefern.

Vergleichen wir nach obiger Bezeichnungsweise Lotsy's den Entwicklungsgang der Ascomyceten und Uredineen mit dem der *A. diploidea*, so scheint eine x-Generation hier gar nicht vorzuliegen, da wir immer nur Formen mit zwei Kernen finden. Und

[1]) Die Bezeichnung Syncaryon, die von Botanikern neuerdings für die nebeneinander unverschmolzenen gelagerten Kerne angewendet wird, ist besser zu vermeiden, da hierunter bei den Protozoen allgemein erst der durch Verschmelzung entstandener einheitlicher Kern verstehen verstanden wird.

doch haben wir auch hier eine, wenn auch sehr verkürzte x-Generation in dem Stadium nach der Reduktion bis zum Aneinanderlegen der beiden reduzierten Kerne.

Der Fall, daß eine ausgesprochene x-Generation nicht vorhanden ist, vielmehr die 2x-Generation sich durch die ganze vegetative Keimbahn erstreckt, ist bei den tierischen Organismen der übliche.

Die aus den Cysten schlüpfenden Individuen der *A. diploidea* enthalten zwei Kerne (also doppelte Chromosomenzahl) bis zur neuen Copulation zweier Amöben und der Verschmelzung der zwei Gametenkerne zum Syncaryon und sind mithin als 2x-Generationen zu bezeichnen. Als ursächliche Folge ergibt sich hier wie dort nach der Verschmelzung eine Reduktion, die bei den Ascomyceten bei der Bildung der Ascusspore und bei den Uredineen erst bei der Bildung der Basidiosporen mit Kernen von einfacher Chromosomenzahl stattfindet, während sie bei der *A. diploidea* sofort eintritt, aber nun keine ausgeprägte x-Generation zeitigt, sondern durch Aneinanderlegen der beiden reduzierten Kerne gleich wieder zur 2x-Generation überleitet, weil hier die neue Befruchtung schon eingeleitet ist.

Der Bedeutung der hier geschilderten Autonomie der Gametenkerne für das zeitliche Verhalten der Reduktion zur Verschmelzung der Gametenkerne ist schon in der oben zitierten Arbeit von Hartmann und mir gedacht worden.

h) **Kurze Charakterisierung der einzelnen Amöbenarten.**

A. froschi: Bewegung limax-ähnlich. Größe 8—12 μ. Kern ein Caryosom mit Kernsaftzone ohne Kernmembran. Kernteilung mitotisch mit Centriolenteilung. Autogamie.

A. spinifera: Vorkommen von feineren Spitzen an den Pseudopodien. Größe 10—15 μ. Cysten mit kleinen Erhebungen an der Außenmembran. Kern und Kernteilung wie bei *A. froschi.*

A. lacertae: Plasma äußerst grobvakuolig. Größe 10—12 μ. Kernteilung mit Centralspindel, die erhalten bleibt.

A. lacustris: Mehr gedrungene Körperform. Bewegung leichtflüssig. Größe 8—15 μ. Kernteilung mit kolbig verdickter Äquatorialplatte.

A. horticola: Größere Pseudopodienbildung. Größe 15—25 μ. Kern mit feiner Kernmembran. Spuren von Außenchromatin. Kernteilung mit deutlichen Chromosomen (6) und Spindelfasern.

A. albida: Sehr hyalin. Langsame Bewegung. Größe 20—40 μ. Kern mit deutlicher Membran. Caryosom und sehr viel Außenchromatin. Kernteilung als Promitose ohne Sichtbarwerden der Centriolenteilung. Autogamie in den Cysten mit somatischem Kern und tetraden-ähnlichem Geschlechtskern.

A. diploidea: Typische Erdamöbe mit Pellicula. Größe 15—30 μ. Kern in Zweizahl mit gut ausgebildetem Caryosom und Außenchromatin. Kernteilung als Promitose. Copulationscyste.

V. Theoretisches.

a) Centrosomfrage und Doppelkernigkeit.

Als ein Hauptergebnis, das sich aus den obigen Untersuchungen ergeben hat, ist das Vorkommen von Centriolen bei der Kernteilung aller untersuchten Amöben und deren Bedeutung für die Kernteilung anzusehen. Es ergibt sich daraus, daß hier eine Homologie vorliegt vom Caryosom oder Nucleocentrosom der Protozoen mit den Centrosomen der Metazoenzelle. Und zwar entspricht das Centroplasma + dem Centriol dem Caryosom, in dem ja auch ein Centriol enthalten ist. Für diese Deutung sprechen auch die cyklischen Vorgänge, die sich bei beiden abspielen (vgl. Hartmann und v. Prowazek 1907).

Das Centrosom der Metazoen gehört seiner Natur nach, wie schon O. Hertwig und Brauer behauptet haben, zu den Bestandteilen des Nucleus. Es ist kein besonderer Zellbestandteil außerhalb des Kernes oder Protoplasmas oder gar ein spezielles Derivat des letzteren, vielmehr in erster Linie eine physiologische Differenzierung des Kernes, der wahrscheinlich eine morphologische Verschiedenheit zugrunde liegt. Es besteht nach der Nomenklatur Boveris (1901) aus der Sphäre, dem eigentlichen Centrosom und dem Centralkorn oder Centriol. Der Teilungsvorgang des Centrosoms, der seinerseits die Teilung des Nucleus im Gefolge hat, wird eingeleitet durch die Teilung des Centriols. Die hierbei auftretenden Teilungsbilder z. B. am Ei von *Diaulula* nach Mac Farland und Boveri erinnern an die Kernteilungsbilder meiner kleinen Amöbenformen, so daß der Gedanke an eine Identifizierung der Metazoencentrosome mit den Caryosomen sehr nahe liegt. Anlaßgebend sind

hierbei einmal die cyklischen Vorgänge, die sich bei beiden Gebilden abspielen, und ferner die Teilungsfähigkeit und Polarität der Centriole. Gehen wir bei obigem Vergleich zunächst aus von den cyklischen Veränderungen, so lehren uns vor allem die Untersuchung von Boveri (1901) und von Vejdovsky und Mrázek (1903) am *Rhynchelmis*-Ei, daß diese Veränderungen in einem periodischen Auf- und Abbau des Centrosoms bestehen, wobei aber das Centriol unberührt bleibt. Diese cyklischen Vorgänge sind auch bei Protozoen von R. Hertwig (1898) an *Actinosphaerium*, von Siedlecki (1905) bei *Caryotropha* und von Hartmann (1908) bei *Entamoeba tetragena* beschrieben worden. Ein Fall, in dem Centriolen deutlich hervortreten, ist neuerdings noch von Keysselitz (1908) beschrieben worden an *Oxyrrhis marina* (1908). In ähnlicher Weise spielen sich nun die cyklischen Vorgänge auch bei meinen Amöben ab am Caryosom. Das Centriol liegt verbacken mit der Chromatinmasse in der Mitte und erst bei Beginn einer Kernteilung tritt es als scharf umrandetes Korn hervor, während das Chromatin sich am Rande verdichtet. Gelegentlich kommen intranucleäre Centriolen auch bei Metazoen vor, so z. B. bei *Ascaris* nach Brauer, ein Fall, der durch Marcus und Mayer seine Bestätigung gefunden hat. Hier wie dort bleibt das Centriol unberührt von diesen Vorgängen.

In einem bestimmten Stadium setzt die Teilung der Centriolen ein, wobei entweder eine Centralspindel oder eine hantelförmige Durchschnürung der Centrosome resp. Caryosome auftritt. Eine typische Centralspindel ist vorhanden z. B. bei *Diaulula*, bei den kleineren Amöben in verschiedenen Stadien mit früherer oder späterer Auflösung, ja bei *A. lacertae* im Leben ganz deutlich. Wenn die chromatische Substanz mit dem Centriol verbacken ist, so treten Figuren auf, wie sie uns bei anderen Metazoencentrosomen z. B. vom Seeigel-Ei, sowie bei Protozoencaryosomen, bei *A. crystalligera* und *A. diploidea* vorliegen, wahrscheinlich auch bei allen als scheinbare Amitose beschriebenen Fällen, wie bei *A. albida* und *A. polypodia* nach F. E. Schulze.

Auf diese scheinbaren Amitosefälle müssen wir etwas näher eingehen. Zunächst sei hier der von dem um das Studium der Rhizopoden so verdienten Forscher wie F. E. Schulze an *A. polypodia* beobachteten Kernteilung gedacht, die scheinbar amitotisch verläuft und deshalb nicht mit den von mir beobachteten Kernteilungen übereinstimmt, obwohl wir es bei *A. polypodia* mit einer zweifelsohne nahe verwandten Form zu tun haben. Diese Be-

obachtung fand an einer lebenden Amöbe statt. Da die Kernteilung nach der Angabe des Autors nur $1^1/_2$ Minuten währte, so ist es sehr wohl möglich, daß das eigentliche Phänomen der Durchschnürung des im Innern vorhandenen Centriols nicht bemerkt werden konnte, da es eben mit der Chromatinsubstanz des Kernes verbacken ist. Die Teilung verläuft sehr schnell und die dabei sich abspielenden Vorgänge gehen rasch ineinander über. Möglich ist es auch, daß uns das Centriol und seine Teilung bei fixiertem Material entgegentreten können. Nach späteren Beobachtungen von Frenzel (1891) an *Amoeba polypodia*, denen leider keine Figuren oder überhaupt eine deutliche und klare Beschreibung zugrunde liegen, scheint es aber so zu sein, daß das Centriol so verbacken ist im Caryosom, daß es eben nicht erkennbar ist.

Auch Caullery (1906) hat bei einer in den Eiern von *Peltogaster curvatus* parasitisch lebenden Form, der *A. paedophthora*, eine Kernteilung beschrieben, die er als „direkte" bezeichnet. Doch seine Abbildungen erinnern durchaus an die frühesten Stadien von *A. froschi* mit den Polplatten und mit deutlicher Centralspindel. Das Ende der Teilung scheint er gar nicht beobachtet zu haben, vielmehr stimmt sein letztes abgebildetes Stadium mit dem in Fig. 28 bei *A. froschi* abgebildeten überein, stellt also erst das Ende der Centriolenteilung vor, so daß sehr wohl noch eine Äquatorialplatte sich ausbilden kann, was er aber nicht beobachtet hat, ebensowenig wie eine Durchschnürung des Kernes.

Oft sind auch Centrosome und deren Teilung beschrieben, aber nicht als solche erkannt worden. So enthält z. B. das Stadium, das Doflein (1907) in Figg. 46 u. 47 abbildet, wie er sich ausdrückt „ein bis zwei stark färbbare größere Klumpen". Nun gerade diese Klumpen möchte ich für Centriole resp. Centrosome deuten. In Fig. 47 ist ganz deutlich eine Teilung dieses „Klumpens" zu sehen und in Fig. 46 ist er bereits geteilt. Eine Polplatte tritt hier nicht auf. Betreffs des Stadiums in Fig. 50 sagt er: „Die Pole der Spindel waren scharf zugespitzt und zeigten keine Spur von Strahlung oder Centrosomen." Eine Strahlung ist ja auch gar nicht nötig und gerade die über den Chromosomenring hinausgehende Zuspitzung der Spindel will mir als Kennzeichnung einer Centrosomanlage erscheinen. In Fig. 4 ist sogar die Andeutung einer Strahlung vorhanden. Aus Doflein's Arbeit geht also hervor, daß er zwar centrosomale Bildungen vor sich hatte, sie aber nicht erkannt hat und wegen ihrer „allzu morphologischen Fassung" ablehnt.

Wahrscheinlich handelt es sich bei den Centriolen und Centro-

somen um ein allgemeines Vorkommen und ich verweise hier noch auf parallele Befunde bei niederen Flagellaten, wo Herr Berliner gleichfalls eine Centriolenteilung hat konstatieren können, und bei den Trypanosomen (Rosenbusch 1908).

Ich komme nun auf den mit der Centrosomenfrage eng zusammenhängenden Kerndualismus zu sprechen, wie er zunächst von Schaudinn ausgesprochen worden ist, dann von Hartmann und Prowazek (1907) weiter ausgebaut wurde.

Dieser Kerndualismus äußert sich in der Unterscheidung eines mehr lokomotorischen Kernapparates (Caryosom, Centrosom und Blepharoplast) und eines mehr trophischen Kernes, der das Material zu der Chromosombildung abgibt.

Zweifellos zweikernig sind die Binucleaten,[1]) ferner *Plasmodiophora*, *Paramoeba* und die Heliozoen. Die Begründung dieser Auffassung sowie weitere Beispiele finden sich in der erwähnten Arbeit von Hartmann und Prowazek.

Bei den von mir untersuchten Amöben tritt dieser Kerndualismus nur bei der Teilung des Kernes in Erscheinung. Bei den primitiven *Limax*-Formen ist eben diese Doppelkernigkeit noch nicht so scharf, während z. B. bei der *A. diploidea* die Andeutung eines dauernden Getrenntseins der beiden Kernkomponenten vorliegt, indem, wie in Fig. 111 ersichtlich, die Centriolen mit der Caryosommasse die Polplatten abgeben, während das Außenchromatin zur Bildung der Äquatorialplatte herangezogen wird, genau so wie bei *Euglena* (Keuten (1895), Blochmann), bei *Entamoeba buccalis* (Prowazek) und bei *Entamoeba tetragena* (Hartmann 1908).

Bei dieser Gelegenheit sei noch eines anderen Kerndualismus Erwähnung getan, nämlich des Dualismus des vegetativen und generativen Chromatins, wie er uns besonders klar entgegentritt bei dem Macro- und Micronucleus der Infusorien. Bei den Trypanosomen liegen die Verhältnisse wesentlich anders, indem hier nicht etwa, wie Goldschmidt (1904) es ausgesprochen hat, der Blepharoplast zu identifizieren sei mit dem Großkern oder Macronucleus und also nur vegetatives Material enthielte, sondern dieser zweite Dualismus, der von jenem ersten sehr wohl zu unterscheiden ist, kommt insofern nicht in Betracht, indem Hauptkern und Blepharoplast der Trypanosomen gleichzeitig vegetatives und generatives Chromatin enthalten (Schaudinn 1903).

[1]) Die Ordnung der Binucleata, zu den Mastigophoren gehörig, ist von Hartmann (1907 b) aufgestellt worden und umfaßt alle Blutparasiten, auch die, die früher als Hämosporidien bezeichnet wurden.

Auch auf die Chromidialbildungen findet dieser Dualismus in vegetatives und generatives Chromatin seine Anwendung. Die bei der Copulation der *Amoeba diploidea* auftretenden Chromidien sind zweifelsohne vegetativer Natur, da sie an Geschlechtsvorgängen keinen Anteil haben; wohl aber ist dies der Fall mit den Caryosomen, die bei der Befruchtung verschmelzen. Da nun die Nucleocentrosomen zu identifizieren sind als lokomotorischer Kernapparat mit den Blepharoplasten, so läßt sich mithin Goldschmidt's und Popoff's (1907) Auffassung von einer vegetativen Natur der Blepharoplasten und Caryosome nicht halten.

Überhaupt läßt sich, wie auch Richard Hertwig (1907) neuerdings betont hat, ein durchgreifender Unterschied zwischen vegetativem und generativem Chromatin wohl kaum durchführen, vielmehr liegt hier eher ein „gradueller" Unterschied vor, der in der physiologischen Funktion seinen Grund hat. Das Chromatin, was über das Maß dessen hinaus gebildet worden ist, was zur Geschlechtsfunktion nötig ist, geht eben beim Sexualakt zugrunde, wie es z. B. deutlich erkennbar ist bei der Copulation der *A. diploidea* und bei der Autogamie der *A. albida*, wo sich, wie wir gesehen haben, vom Sexualkern ein größerer vegetativer Kern losschnürt, der alsbald resorbiert wird.

Die Entwicklung des Kerndualismus in lokomotorischen und trophischen Kernanteil, auf die ich jetzt eingehen möchte, liegt uns in mehreren phylogenetischen Reihen vor.

Zunächst einmal sehen wir dies besonders deutlich bei den Amöben. Die primitivsten Formen der *Limax*-Gruppe enthalten das ineinandergeschachtelte Amphicaryon, das im Ruhezustande irgendwelche morphologischen Unterschiede in die beiden Kernkomponenten nicht erkennen läßt. Es ist ein reiner Caryosomkern. Außenchromatin ist noch nicht vorhanden. Desgleichen fehlt noch eine Kernmembran. Erst in der Kernteilung tritt dieser Dualismus zutage, indem der lokomotorische Kernanteil in den Polkappen + Centriol, der andere in der Äquatorialplatte zutage tritt. Bei anderen Formen finden wir Spuren von sogenanntem Außenchromatin als Innenbelag an der Wand der Kernsaftzone, so z. B. bei der *A. horticola* und *A. albida*, so daß hier also schon im Ruhekern die Zweiteiligkeit vorliegt. Auch Chromosomen können sich schon scharf herausdifferenzieren. Weiterhin tritt dann das Außenchromatin immer deutlicher und ausgeprägter hervor, wie bei der *A. diploidea*, wo wir in Fig. 111 den Kerndualismus ganz deutlich erkennen. Bei den am höchsten stehenden Amöben-

formen z. B. *A. proteus* und *A. vespertilio* ist die Differenzierung noch weiter gegangen. Der Außenkern ist überwiegend ausgebildet, und die Centriole treten deutlich hervor, sie sind öfter mit einer Strahlung verbunden.

Einen ausgeprägten Dualismus der Kernsubstanzen finden wir auch beispielsweise bei *Plasmodiophora* und *Euglena*. Der lokomotorische Apparat differenziert sich oft zu besonderen Kernen, die durch Abschnürung sich vom Hauptkern lösen und als Centriole oder Centrosome fungieren, so bei *Myxobolus pfeifferi* (Keysselitz 1908) und bei *Actinosphaerium*.

Weitere Beiträge zu dieser Phylogonie des Kerndualismus werden die später zur Veröffentlichung gelangenden Untersuchungen Herrn Berliner's an einer Anzahl primitiver Flagellaten und Herrn Dr. Rosenbusch's an Trypanosomen liefern.

b) **Amitose und Mitose.**

Die im speziellen Teil beschriebenen Kernteilungen bieten in vielen Stadien das Bild einer Amitose, doch lehrte die genaue Verfolgung, daß dazwischen echte mitotische Stadien vorkommen. Das veranlaßt mich, bei dieser Gelegenheit auch auf die Fragen zu sprechen zu kommen bezüglich einer Scheidung der Kernteilung in Amitose und Mitose und ihres beiderseitigen Vorkommens.

Nach der von Flemming (1882) gegebenen Definition versteht man unter Amitose eine Durchschnürung des Kernes ohne Auftreten von Chromosomen und einer Spindel, während bei der Mitose diese stets mehr oder weniger deutlich vorhanden sind.

Diese Definition der Amitose und Mitose verlangt nun eine Modifikation, wie ich nachher ausführen werde.

Formen echter Amitose sind im ganzen Tier- und Pflanzenreich verbreitet, wenn auch mit Einschränkung ihres Vorkommens als Ausnahmeerscheinung gegenüber der gewöhnlichen und häufigeren Mitose, während früher die Meinung verbreitet war, daß die Amitose allgemein sei. Obwohl nun in letzter Zeit bei unseren verfeinerten Untersuchungsmethoden durch die Auffindung und Klarstellung der verschiedensten Teilungsbilder des Kernes als Mitosen die Ansicht laut werden konnte, es gäbe keine echte Amitose, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß diese vorkommt. Ich nenne nur einige Fälle z. B. bei den Leucocyten, bei den Syncytien, bei der Auflösung der Riesenkerne im Dottersackentoblasten von Fischeiern und im Knochenmark, bei der Spermatogenese von Lepidopteren,

wo die Kerne der Samenmutterzellen sich von einem einzigen großen Kern herleiten sollen, bei den Kernteilungen in den Darmdrüsen von Crustaceen und bei den Kernen in senilen Internodialzellen von *Tradescantia*.

Andererseits ist die mitotische Kernteilung die häufigere und auch regelmäßig wiederkehrende, in den Keimbahnen ausschließlich vorkommende Form der Kernteilung und man hat daher die Amitose für eine Degenerationserscheinung oder für eine Folgeerscheinung von zeitlich verschobenen und gestörten Mitosen angesehen (Rückert, Ziegler 1891, van der Stricht 1906). Waldeyer dagegen betrachtet die Amitose als eine ursprüngliche Form der Kernteilung; nach Loewit (1891) soll neben der degenerativen auch eine regenerative Amitose vorkommen, ja nach Verson und Frenzel (1891) sollen sich amitotisch entstandene Kerne später mitotisch teilen können.

Wie liegen nun die Verhältnisse bei den Protozoen?

Wir begegnen zunächst bei den Amöben neben ganz ausgesprochenen Mitosen [z. B. bei *A. binucleata* (Schaudinn 1895), *A. proteus* (Awerinzeff 1902), *A. limax* (Vahlkampf 1904), *A. vespertilio* (Doflein 1907), *Entamoeba buccalis* (Prowazek 1905), *A. froschi* und den übrigen ähnlichen Formen, sowie bei *A. horticola*] auch Kernteilungsbildern, die man weder als Mitose, noch auch als Amitose anzusprechen geneigt ist. Ich nenne als Beispiele die Kernteilungen von *A. polypodia* (F. E. Schulze 1875), *A. crystalligera* (Schaudinn 1899), *A. diploidea* und *A. albida*.

Deutliche Chromosomen und eine Spindel sind nicht zu erkennen, wohl aber tritt hier das Caryosom als Nucleocentrosom auf, oft sogar Äquatorialplatten und Tochterplatten, und es scheint diese Art Kernteilung eine Brücke zu bilden zwischen Mitose und Amitose. Der Fall einer extremen Amitose, wie wir sie bei den oben erwähnten Metazoenzellen kennen, ist dagegen nicht bekannt bei der Zweiteilung niederer Protozoen[1]); die Regelmäßigkeit der vorangehenden Teilung des Centriols im Innern des Caryosoms und die ziemlich gleichmäßige Verteilung der ganzen Chromatinmasse bilden eher eine Annäherung zur Mitose als zur Amitose. Es empfiehlt sich daher, die Amitose weniger mit Flemming durch das Fehlen

[1]) Die Fälle von multipler Kernteilung (Zerfallteilung) bei Protozoen (Coccidien, Radiolarien, Foraminiferen) sind hier nicht mit berücksichtigt. Wie dieselben von der gewöhnlichen Zweiteilung ableitbar sind, werde ich demnächst selbst auf Grund von Untersuchungen von Herrn Sello's an Coccidien und mir an Radiolarien und Hämosporidien näher ausführen. Hartmann.

der Chromosomen und einer Spindel zu charakterisieren als vielmehr durch die unregelmäßige Durchschnürung des Kernes (Fragmentierung).

Ziehen wir nun ferner in den Kreis unserer Betrachtungen auch die Kernteilungen bei den übrigen Protozoen hinein, so finden wir teils ausgesprochene Mitosen, wie bei *Acanthocystis* (Schaudinn 1896) und *Actinosphaerium* (R. Hertwig 1898), teils Teilungen eines Nucleocentrosomas wie bei *Euglena* (Keuten 1895), bei *Entosiphon* (Prowazek 1903) und bei *Coccidien*, doch niemals eine amitotische Zweiteilung des Kernes.

Eine strenge Unterscheidung ist allerdings nicht möglich, und wir müssen daher, um keine Verwirrung in die Begriffe einreißen zu lassen, den Begriff der Amitose, in der Form wie sie uns bei ihrer ausgesprochenen Erscheinungsweise heute bekannt ist, enger fassen und sie als eine Kernteilung ansprechen, die neben der gewöhnlichen und häufigeren Mitose vorkommt, einmal als Degenerationserscheinung, ferner als physiologisch beschleunigte Kernteilung, wie sie beim Zerfall eines Riesenkerns in viele kleine Kerne auftritt.

Für die sogenannte Amitose der Protozoen führt man daher am besten eine neue Bezeichnung ein und definiert sie als eine Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose, noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleocentrosoms, des Caryosoms. Ich schlage deshalb für diese Teilungsform den Namen Promitose vor.

Wahrscheinlich steht die Amitose in dem hier festgelegten engeren Sinne in keinem Zusammenhange mit der regulären Zweiteilung des Zellkernes, bei der die Erbeinheiten auf die Tochterindividuen gleichmäßig verteilt werden durch die kontrollierbare Halbierung der Chromosomen, und wir kennen keinen Fall, wo sie ausschließlich als Teilungsmodus mit der Zellfortpflanzung zusammenhängt. Ja die Frage, ob die direkte Kernteilung bei den Metazoen überhaupt von einer Zellteilung begleitet sein kann, ist von Ziegler (1891) sogar verneint worden, worin ihm aber von Frenzel (1891) widersprochen wird, der als Beispiel die Teilung in jugendlichen Basalzellen im Mitteldarmepithel von Decapoden anführt. Immerhin handelt es sich hier nicht um Keimbahnzellen.

Bei gleichzeitigem Vorkommen neben der Mitose scheint der Umstand maßgebend zu sein, daß durch die Amitose die Teilung des Kernes oft schneller erreicht wird als durch die komplizierte Mitose und sie weiterhin auch als Aushilfsmittel zu betrachten ist, um physiologisch anormale Zellen am Leben zu erhalten.

Den Versuch, einen Übergang zwischen Mitose und Amitose zu finden, wie es auf experimentellem Wege z. B. durch Äthereinwirkung bei *Spirogyra* von Nathanson (1900) versucht ist, wo durch künstliche Eingriffe die Mitosen zeitweise durch Amitosen ersetzt werden sollten, müssen wir als nicht gelungen ablehnen, da sich die Kernteilungsbilder sehr wohl auf das Schema einer Nucleocentrosomteilung zurückführen lassen, mithin echte Amitose gar nicht vorliegt. Von einer Vertretbarkeit der beiden Kernteilungsmodi im Sinne der normalen Fortpflanzungsteilung der Zelle ist abzusehen, während immerhin die Möglichkeit einer physiologischen Vertretbarkeit der beiden Modi als Aushilfsmittel zugegeben werden kann, wie dies auch Pfeffer tut. Doch ein sicherer Beweis scheint mir auch hier noch nicht vorzuliegen.

Was endlich die Phylogonie der Kernteilung anbetrifft, so ist es sicher, daß die Kernteilung eine Entwicklung durchmacht, wie uns dies in den verschiedenen Modifikationen in der Klasse der Protozoen entgegentritt. Doch ob sich die Mitose durch die Promitose hindurch aus der Amitose entwickelt hat, darüber können wir noch kein abschließendes Urteil fällen, zumal der Schritt von der Promitose mit der sehr regelmäßigen Centriolenteilung zu der unregelmäßigen Amitose sehr groß ist.

Nach den uns zur Jetztzeit bekannten Fällen der Amitose ist sie nicht als regulär im Sinne der Zellfortpflanzung anzusehen, und wir kennen kein Beispiel bei den niedersten Lebewesen, wo sie ausschließlich vorkäme, vielmehr lassen sich alle dafür angesehenen Fälle auf das schon komplizierte Schema der Teilung des Nucleocentrosoms zurückführen, wo uns eine Doppelkernigkeit entgegentritt, während bei der Amitose davon nichts bekannt ist.

Die oben erwähnten Formen der Kernteilung bei *A. crystalligera* usw. geben uns immerhin einen Weg, auf dem sich die Ausbildung der Mitose vollzogen hat. Über das Auftreten der Chromosome und ihrer Differenzierung zu individuellen Erbeinheiten sind wir noch völlig im Dunkeln und müssen uns vorderhand mit der Konstatierung dieser so merkwürdigen Tatsachen begnügen.

Literaturverzeichnis.

Awerinzew, S. (1904): Teilung bei Amoeba proteus. Zool. Anz. Vol. XXVII.

— (1906): Die Süßwasserrhizopoden. Travaux d. l. Soc. d. Natural d. St. Petersburg T. 36.

Blackman, V. H. (1898): On the cytological features of fertilization and related phenomena on Pinus sylvestris. Phil. Trans. Roy. Soc. London Vol. 190.

— (1904): On the Fertilization, Alternations of Generations and general Cytology of the Uredineae. Annals of Botany Bd. XVIII.

Blackman and Fraser (1906): Further Studies on the Sexuality of the Uredineae. Annals of Botany Bd. XX.

Blochmann (1894): Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Centralbl. Bd. XIV.

Bott, R. (1907): Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

Boveri, Th. (1901): Zellen-Studien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

— (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

Brauer, A. (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42.

Buck, E. (1873): Einige Rhizopodenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.

Bütschli, O. (1880—82): Protozoen. Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs Bd. I.

Calkins, Gary N. (1904): Studies of the Life-history of Protozoa. IV. Death of the A-Series of Paramaecium caudatum. Concl. Journ. of Exper. Zool. Vol. I.

Carter, H. J. (1863): Amoeba princeps and its Reproductive Cells compared with Aethalium, Pythium, Mucor and Achlya. Ann. and mag. of Nat. Hist. Vol. XII ser. 3.

Caullery, M. (1906): Sur un Amoebien parasite des embryons de Peltogaster curvatus. Compt. rend. des seances d. l. Soc. de Biologie LXI.

Christman, A. H. (1905): Sexual Reproduction of the Rusts. Botanical Gazette XXXIX.

— (1907): The Nature and Developement of the primary Uredospore. Trans. of the Visconsin Acad. of Sciences, Arts and Letters Vol. XV Part. II.

Claussen, P. (1908): Zur Kenntnis der Kernverhältnisse bei Pyronema confluens. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXV Heft 10.

Dangeard, P. A. (1894—95): Parasites du noyau et du protoplasma. Le Botaniste fasc. 6.

Clifford, C. Dobell (1908): The structure and Life-history of Copromonas subtilis nov. gen., nov. spec. The Quaterly Journ. of Microscopical Science Vol. 52 Part. I.

Doflein, F. (1898): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Myxosporidien. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XI.

— (1900): Morphologie und Physiologie der Kernteilung. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XIV.

— (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger.

— (1907): Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Dujardin, M. F. (1841): Histoire naturelle des zoophytes. Infusoires.

Elpatiewsky, W. (1907): Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

Enriques, P. (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.

Fairschild, D. G. (1897): Über Kernteilung und Befruchtung bei Basidiobolus ranarum. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX.

Fick, F. (1907): Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVI.

Flemming (1882): Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig.

Frenzel, J. (1891): Zur Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.

Frosch, P. (1897): Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. Bd. XXI.

Goldschmidt, R. (1904): Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. V.

Goldschmidt, R. (1907): Zur Lebensgeschichte der Mastigamöben Mastigella vitrea n. sp. und Mastigina setosa n. sp. Arch. für Protistenk. Suppl. I.

Goldschmidt, R. u. Popoff, M. (1907): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.

Greeff, R. (1866): Über in der Erde lebende Amöben und andere Rhizopoden. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II.

Gruber, A. (1883): Über Kernteilungsvorgänge bei einigen Protozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII.

— (1884): Studien über Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.

— (1894): Amöben-Studien. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg Bd. VIII.

Gurwitsch, A. (1904): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena.

Häcker, V. (1902): Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena.

— (1907): Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. I Heft 1.

Hartmann, M. (1904): Die Fortpflanzungsweise der Organismen usw., zugleich vorläufige Mitteilung über die Dicyemiden. Biol. Centralbl. 1904.

— (1907a): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Ac. Sci. Brüssel.

— (1907b): Das System der Protozoen, zugleich vorläufige Mitteilung über Proteosoma. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

— (1908): Eine neue Dysenterieamöbe. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.

Hartmann, M. u. Kisskalt (1907): Praktikum der Bact. und Protozoologie. Jena.

Hartmann, M. u. Prowazek, S. v. (1907): Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Arch. f. Protistenk. Bd. X.

Hartmann, M. u. Nägler, K. (1908): Copulation bei Amoeba diploidea mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenscyclus. Sitz.-Ber. d. Ges. d. naturf. Freunde Berlin.

Hertwig, R. u. Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und nahestehende Organismen. Arch. f. mikrosk. Anat. Suppl. X.

Hertwig, R. (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. königl. bayer. Akad. Wiss. München.

— (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. königl. bayer. Akad. Wiss. Bd. 19.

Hertwig, O. (1906): Allgemeine Biologie. Jena.
Keuten, J. (1895): Die Kernteilung bei Euglena viridis. Inaug.-Diss.
Keysselitz, G. (1908a): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Arch. f. Protistenk. Bd. XI.
— (1908b): Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. XI.
Lang, A. (1901): Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Protozoa.
Lesage (1905): Culture de l'amibe de la dysenterie etc. Ann. Inst. Pasteur Bd. 18, 19.
Loewenthal, W. (1903): Beiträge zur Kenntnis des Basidiobolus lacertae. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
Loewit, M. (1891): Über amitotische Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.
Lotsy, J. P. (1905): Die x-Generation und die 2x-Generation. Eine Arbeitshypothese. Biol. Centralbl. Vol. 25.
Maupas, E. (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. Zool. expér. T. 7.
Mereschkowsky, C. v. (1879): Studien über die Protozoen des nördlichen Rußlands. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XV.
Montgomery (1906): Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. phil. Soc. (N. S.) Vol. 21.
Musgrave and Clegg (1904): Amoebas, their Cultivation and Etiologie Significance. Dep. of the Interior, Bureau of Gov. Lab., Biol. Lab. Manila No. 18.
Nathanson (1900): Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 35.
Neresheimer, E. (1905): Vegetative Kernveränderungen bei Amoeba dofleini. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
Pénard, E. (1899): Sur les mouvements autonomes des Pseudopodes. Arch. des Sciences Phys. et Nat. T. VII.
— (1902): Faune Rhizopodique du Bassin de Leman. Genève.
— (1905a): Les Amibes et le genre Amoeba. Revue Suisse de Zool. T. 13.
— (1905b): Observations sur les Amibes à pellicule. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
Prandtl, H. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum. Arch. f. Protistenk. Bd. VII
— (1907): Physiologische Degeneration der Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. VIII.
— (1907): Entwicklungskreis von Allogromia. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.
Prowazek, S. v. (1904a): Kernteilung von Entosiphon. Arch. f. Protistenk. Bd. II.
— (1904b): Die Entwicklung von Herpetomonas. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Vol. XX.
— (1905a): Entamoeba buccalis. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt.
— (1905b): Über den Erreger der Kohlhernie Plasmodiophora brassicae. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 22.
— (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Arch. f. Protistenk. Bd. IX.
Rauber-Kopsch (1907): Lehrbuch der Anatomie. Abt. I. Allgemeiner Teil.
Rhumbler, L. (1898): Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. VII.
Robertson, M. (1905): Pseudospora volvocis. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. 49.
Rosenbusch (1908): Kernteilung bei Trypanosomen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 Beiheft 5.
Schaudinn, Fr. (1894): Über Kernteilung mit nachfolgender Körperteilung bei Amoeba crystalligera. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin.

Schaudinn, Fr. (1895): Über die Teilung von Amoeba binucleata. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin Nr. 6.
— (1896): Über den Zeugungskreis von Paramoeba eilhardi nov. gen., nov. spec. Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin.
— (1903): Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt XIX, 3.
— (1904): Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma u. Spirochaete. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 30.
— (1905): Neuere Forderungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1905.
Scheel (1899): Beiträge zur Fortpflanzung der Amöben. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. v. Kupffer.
Schubotz, H. (1905): Beiträge zur Kenntnis der Amoeba blattae und Amoeba proteus. Arch. f. Protistenk. Bd. VI.
Schulze, F. E. (1875): Rhizopodenstudien. V. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.
Siedlecki (1905): Über die Bedeutung des Caryosoms. Bull. Ac. Sc. Krakau.
Stein, Fr. (1857): Über die aus eigener Untersuchung bekannt gewordenen Süßwasserrhizopoden. Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Akad. d. Wiss. Bd. X.
Strassburger, E. (1905): Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. wiss. Botanik Bd. 42.
van der Stricht (1906): Les mitoses de maturation de l'œuf de chauve-souris. Mém. Assoc. anat. (Nancy).
Sutton, W. S. (1903): The chromosomes in heredity. Biol. Bull. Vol. IV.
Tsujitani, J.: Über die Reinkultur der Amöben. Centralbl. f. Bakt. u. Parasit. Bd. XXIV.
Vahlkampf, E. (1904): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichen Nährböden. Arch. f. Protistenk. Bd. V.
Vejdovsky, F. u. Mrázek, A. (1903): Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 62.
Verson, E. (1891): Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Centralbl. Bd. XI.
Verworn, M. (1889) Psycho-physiologische Protistenstudien.
Viereck, H. (1907): Studien über die in den Tropen erworbene Dysenterie. Beihefte z. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. XI.
Walker (1908): The parasitic Amebae of the intestinal tract of man and other animals. Journ. Moc. Res. Vol. XVII.
Wallich, G. C. (1863): Further observations in the distinctive characters and reproductive phenomena of the amoeban Rhizopods. Ann. and mag. of Nat. Hist. Vol. XII.
Wenyon, C. M. (1907): Observations on the Protozoa in the Intestine of Mice. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.
Winkler, H. (1901): Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 36.
Zaubitzer, H. (1901): Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Inaug.-Diss. Marburg.
Ziegler (1891): Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI.
Ziegler, H. E. u. vom Rath, O. (1891): Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. XI.

Lebenslauf.

Gustav Adolf Kurt Nägler wurde am 9. Dezember 1885 zu Wiendorf in Anhalt als Sohn des Lehrers G. Nägler und seiner Ehefrau Friederike geb. Krüger geboren und evangelisch getauft. Er besuchte die Mittelschule zu Roßlau a. E. und das Herzogl. Gymnasium zu Dessau. Nach bestandener Reifeprüfung studierte er S.-S. 1905 und W.-S. 1905/06 in Marburg, S.-S. 1906 in München und W.-S. 1906/7 bis S.-S. 1908 in Berlin, und zwar Naturwissenschaften, und bestand am 9. Juli 1908 das philosophische Doktorexamen.

Ich hörte Vorlesungen bei den Herren Professoren bzw. Privatdozenten:

Ach, Ascherson, Aschoff, Bauer, v. Bayer, Blasius, Brauer, Busse, Claussen, Deegener, Doflein, Foerster, Frischeisen-Köhler, Giesenhagen, M. Hartmann, O. und R. Hertwig, Heymons, Jung, Korschelt, Lipps, A. Meyer, Natorp, Nernst, Neuberg, Plate, Poll, Ranke, Richarz, Riehl, Salkowsky, F. E. Schulze, Schwendener, Voll, Waldeyer, Wassermann, Wehnelt, Wolff, Zinn, Zincke.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.